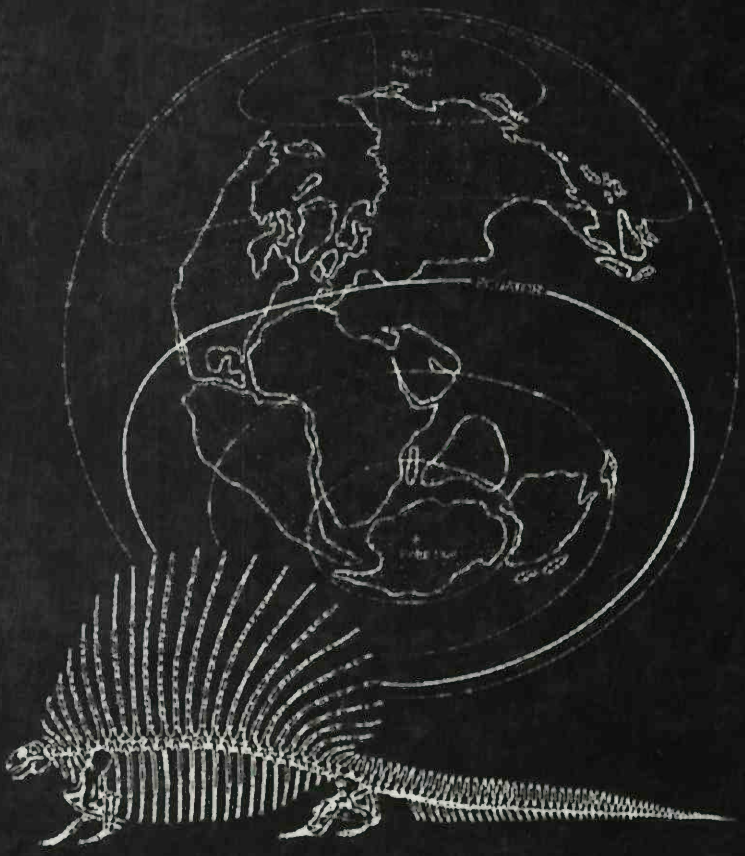
ION COJOCARU

PALEOBIOLOGIE



IV

III 270.650

EDITURA UNIVERSITĂȚII „ALEXANDRU IOAN CUZA" IAȘI

BIBL. CENTR. UNIV.
„M. EMINESCU" IAŞI
III 270. 650

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

288

ION COJOCARU

PALEOBIOLOGIE
IV

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Editat cu sprijinul Agenției Naționale pentru Cercetare Științifică

Referenți științifici:

Prof.dr. Gheorghe MUSTAȚĂ
Universitatea „Alexandru Ioan Cuza" Iași, Facultatea de Biologie
Laboratorul de Evoluționism

Prof.dr. Ion NEACȘU
Universitatea „Alexandru Ioan Cuza" Iași, Facultatea de Biologie
Laboratorul de Biologie celulară și Biofizică

Conf.dr. Paul ȚIBULEAC
Universitatea „Alexandru Ioan Cuza" Iași, Facultatea de Geografie și Geologie
Laboratorul de Paleontologie

BIBL. CENTR. UNIV. „AL. I. CUZA" IAȘI
Nr. 70 690

Redactor: Dana LUNGU

ISBN 973 – 8243 – 56 – 4
973 – 703– 117 – 2

© Editura Universității "Alexandru Ioan Cuza", 2005
700511 – Iași, str. Păcurari nr. 9, tel./fax: (0232) 314947

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ION COJOCARU

295062

PALEOBIOLOGIE

VOLUMUL IV

408833

VIAȚA ÎN TIMPURILE GEOLOGICE

389824
B.C.U. IASI

EDITURA UNIVERSITĂȚII „ALEXANDRU IOAN CUZA"
IAȘI – 2005

ALE
BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Descrierea CIP a Bibliotecii Naționale a României
COJOCARU, ION
Paleobiologie / Ion Cojocaru - Iași : Editura Universității „Al. I. Cuza", 2002
vol.
ISBN 973-8243-56-4
Vol. 4: Viața în timpurile geologice. - 2005. - Bibliogr. Index – ISBN 973 – 703 – 117 – 2

56:57(075.8)

14 FEB. 2006

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

CUPRINS

GENERALITĂȚI PRIVIND MEDIUL DE VIAȚĂ 9
Parametri fizici principali ai Pământului 10
Poziția și mișcările Pământului 10
Gravitația terestră 13
Căldura Pământului 13
Câmpul magnetic terestru 14
Structura și dinamica internă a Globului terestru 15
Scoarța terestră 19
Compoziția scoarței terestre 19
Categorii de roci 19
Structura scoarței terestre 23
Scoarța continentală 23
Scoarța oceanică 23
Echilibrul izostatic al scoarței terestre 24
Structura în plăci a litosferei 25
Limitele dintre plăcile litosferice 26
Relieful continentelor și oceanelor 26
Relieful continental 26
Relieful oceanic 27
Mișcarea plăcilor tectonice și efectele ei 29
Mișcările orogenice 31
Mișcările epirogenice 32
Formarea oceanelor actuale și translația continentelor 33
Dovezi ale translației continentelor 37
Formarea continentelor 43
Clima și cauzele dereglărilor climatice 45
Dereglările climatice 47
Cauzele glaciațiunilor 49
Stratigrafia izotopică și paleoclima 58
Domenii ale mediului de viață 60
Domeniul marin 61
Factorii fizico-chimici ai domeniului marin 62
Diviziunile batimetrice ale domeniului marin 68
Viața în domeniul marin 70
Domeniul continental 71
Domeniul intermediar 74

TIMPUL GEOLOGIC 75
Vârsta relativă și vârsta absolută a stratelor 76
Scara timpului geologic 85

VIAȚA ÎN TIMPURILE GEOLOGICE 89
Eonul ARHAIC 89
Eonul PROTEROZOIC 92
Paleoecologia Precambrianului 98
Formațiunile feruginoase stratificate 98
Mediul oxigenic 100

BCU CLUJ CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Respirația aerobă 100
Fixarea azotului molecular 101
Apariția stratului de ozon al atmosferei 102
Intensificarea sedimentării calcaroase 102
Apariția formațiunilor exoscheletice 103
Eonul PHANEROZOIC 104
Era Paleozoică 104
Perioada Cambriană 104
Perioada Ordoviciană 113
Perioada Silurian 120
Perioada Devoniană 127
Perioada Carboniferă 137
Perioada Permiană 148
Era Mesozoică 158
Perioada Triasică 158
Perioada Jurasică 170
Perioada Cretacică 183
Era Neozoică 198
Perioada Paleogenă 199
Perioada Neogenă 213
Perioada Cuaternară 229

ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA OMULUI 240
Stadii ale evoluției umane 240
Evoluția culturală a omului 243
Evoluția industriilor litice 244
Periodizarea preistoriei 249
Paleoliticul 249
Mezoliticul 259
Neoliticul și Eneoliticul (Chalcolithic) 261
Epoca metalelor 263

PRIVIRE DE ANSAMBLU ASUPRA ORIGINII ȘI EVOLUȚIEI VIEȚII 264
Apariția vieții 264
Mediul prebiotic 267
Formarea Sistemului Solar și a Pământului 267
Planetele interioare ale Sistemului Solar 268
Formarea atmosferei 272
Formarea hidrosferei 273
Clima Pământului arhaic 274
Evoluția chimică prebiotică 275
Condițiile necesare evoluției chimice spre viață 277
Etape ale evoluției chimice prebiotice 278
Sinteza celor mai simple substanțe organice conținând carbon, azot și hidrogen 278
Sinteza principalilor polimeri macromoleculari 280
Formarea complexelor macromoleculare capabile de schimb de substanțe și energie cu mediul și de autoreproducere 283
Evoluția sistemelor replicative 284
Modelul argilelor replicative 284

Acizii nucleici 284
Apariţia primelor forme de viaţă 286
Viaţa ARN 287
Viaţa celulară 287
Apariţia membranei celulare 288
Metabolismul primelor forme de viaţă 290
Mediul de apariţie a vieţii 297
Concluzii generale privind apariţia vieţii 298
Efecte ireversibile ale vieţii asupra condiţiilor planetare 300
Cele mai vechi roci de pe Pământ 300
Cele mai vechi urme de viaţă de pe Pământ 301
Etapele principale ale evoluţiei vieţii 303
Evoluţia la nivel celular 303
Perfecţionarea organizării celulare 304
Reproducerea sexuată şi avantajele ei evolutive 309
Apariţia şi dezvoltarea pluricelularităţii 312
Evoluţia la nivel pluricelular 313
Dezvoltarea vieţii în decursul timpurilor geologice 314
Relevanţa fosilelor în explicarea procesului evolutiv 322
Conceptul de specie în paleontologie 322
Moduri de evoluţie 328
Viteza de evoluţie 333
Aspectele principale ale macroevoluţiei 335
Originea şi radiaţia grupelor sistematice principale 335
Factorii radiaţiei adaptative 337
Căile radiaţiei adaptative 341
Constrângeri ale evoluţiei 341
Constrângeri din mediul de viaţă 342
Constrângeri filogenetice 343
Constrângeri ale dezvoltării 344
Constrângeri structurale şi fiziologice 350
Principii ale transformărilor organice 351
Corelaţia 351
Evoluţia în mozaic 352
Direcţiile evoluţiei 352
Direcţii de evoluţie în cadrul aceleiaşi linii evolutive 354
Direcţii de evoluţie ce vizează, corelativ, două sau mai multe linii de evoluţie 355
Evoluţia radiativă 355
Evoluţia convergentă 355
Evoluţia paralelă 361
Evoluţia iterativă 362
Coevoluţia 363
Formele intermediare şi delimitarea taxonilor superiori 363
Apariţia de noi structuri şi procese fiziologice 365
Schimbări adaptative majore 372
„Fosilele vii" 373
Extincţiile 375
Bibliografie selectivă 386
Index de denumiri taxonomice 389

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

GENERALITĂȚI PRIVIND MEDIUL DE VIAȚĂ

Viața, în toată complexitatea ei, s-a dezvoltat și a evoluat în condițiile pe care, în fiecare moment, le-a oferit planeta Pământ. Pământul este o planetă geologic activă ce posedă o imensă energie termică internă. Această energie este conservată din perioada formării sale sau ulterior generată prin radioactivitatea naturală. Energia internă a Pământului este factorul care determină transformări profunde și continue ale scoarței terestre. Aceste transformări constau în procese tectonice (mișcări laterale și verticale ale unor structuri geologice) și procesele asociate, ca: magmatism, metamorfism, procese geotermice și metalogenetice, fenomene seismice. Schimbările în structura și configurația externă a scoarței terestre (formele de relief, poziția continentelor unele față de altele, configurația bazinelor oceanice) au reprezentat, la scară mare, factori ai evoluției și răspândirii organismelor.

Pământul este o planetă în permanentă schimbare. Cunoașterea condițiilor de mediu de-a lungul timpului geologic este esențială pentru înțelegerea evoluției lumii vii. Nu putem vorbi despre viața din trecutul geologic, de exemplu cea din Mesozoic, dacă nu avem o imagine, fie și foarte generală, asupra condițiilor paleogeografice din acel timp. Astfel, existența unor elemente comune de floră și faună pe arii mari continentale, din ambele emisfere, la începutul Mesozoicului, se poate explica prin unitatea uscaturilor într-un singur supercontinent, fapt care a permis o largă răspândire a viețuitoarelor. Clima caldă și umedă din Cretacic, care a favorizat marile reptile de uscat, este explicată prin existența unor întinse mări epicontinentale, care au imprimat climatului un caracter uniform, cu valori apropiate ale temperaturilor extreme. Diverse radiații adaptative sau mari extincții din diferite timpuri geologice au avut la origine apariția unor punți intercontinentale care a permis răspândirea multor specii în alte regiuni geografice. Este bine cunoscută importanța, în evoluția multor elemente faunistice, a legăturilor continentale dintre Asia și America de Nord, dintre cele două Americi sau cele dintre America de Sud și Australia via Antarctida. Având în vedere distribuția geografică a unor specii actuale și fosile, există însă temeiuri pentru a susține și alte schimburi faunistice majore, cum ar fi cele peste Atlanticul de Nord sau cele peste Atlanticul de Sud, în Paleogen. Dimpotrivă, izolarea geografică a unor uscaturi explică păstrarea până în zilele noastre a unor specii sau chiar faune endemice cum sunt cele din Madagascar sau Australia. Marile regresiuni sau transgresiuni marine explică evoluția multor organisme din zona neritică a mărilor.

Cele mai mari revoluții din florele și faunele trecutului au fost cauzate de schimbări climatice radicale, cum sunt glaciațiunile sau vulcanismul accentuat. Alte revoluții, ce au urmat unor mari extincții, au fost cauzate de conjunctura cosmică a planetei noastre (impactul cu asteroizi sau comete), factor predictibil statistico-probabilistic.

Biosfera, în ansamblul ei, este un geo-bio-sistem; pentru a-i cunoaște transformările (evoluțiile) componentei biotice trebuie avute în vedere și transformările componentei abiotice, adică ale celorlalte trei geosfere externe: litosfera, hidrosfera și atmosfera. Asocierea și interacțiunea factorilor care iau

B.C.U. "M. EMINESCU" IAȘI

naştere în aceste trei geosfere, la care se adaugă factorii biotici, constituie ceea ce se poate numi la modul general „mediul de viaţă".

Din acest motiv, în acest capitol sunt prezentate, cât mai succint, acele noţiuni care fac obiectul unor ştiinţe aparte şi anume geologia generală şi stratigrafia, noţiuni care sunt însă necesare explicării marilor transformări ale scoarţei terestre. Transformările mediului paleogeografic au influenţat, în decursul lungilor perioade de timp geologic, evoluţia speciilor, precum şi condiţiile de sedimentare şi fosilizare – elemente de bază în cunoaşterea trecutului vieţii pe Pământ.

Parametri fizici principali ai Pământului

Pământul (*Terra*) este a treia planetă de la Soare, faţă de care este situat la distanţa medie de 149,6 milioane de kilometri. Pământul are formă de *geoid* (nu este o sferă perfectă), cu lungimea axei polilor de 12713,548 km, lungimea axei ecuatoriale de 12756,320 km, lungimea ecuatorului de 40009,594 km, şi lungimea unui cerc meridian de 40009,152 km.

Poziţia şi mişcările Pământului. Pământul execută, în acelaşi timp, un număr de patru mişcări principale: 1. mişcarea de revoluţie, în jurul Soarelui; 2. mişcarea de rotaţie în jurul axei proprii; 3. mişcarea conică şi 4. mişcarea de nutaţie.

1. Mişcarea de revoluţie. Pământul se mişcă în jurul Soarelui pe o orbită de formă eliptică, Soarele găsindu-se în unul dintre focare. Orbita este situată într-un plan numit *ecliptică* (se numeşte astfel pentru că eclipsele de Soare şi de Lună se produc atunci când Luna este în vecinătatea acestui plan). Ca urmare, există un punct de distanţă maximă faţă de Soare – *afeliu* (152 milioane km) (la 4 iulie) şi un punct de distanţă minimă – *periheliu* (147 milioane km) (la 3 ianuarie); aceste puncte reprezintă polii eclipticii. Faţă de planul orbitei terestre, planul ecuatorial terestru are o înclinare de 23°27'; acest unghi este acelaşi cu unghiul format de axa de rotaţie faţă de normala corespunzătoare axei fixe în spaţiu a polilor eclipticii.

Pământul execută o *mişcare de revoluţie* în jurul Soarelui în 365 de zile, 6 ore, 9 minute şi 11 secunde (an sideral), cu o viteză medie de 29,76 km/s.

2. Mişcarea de rotaţie în jurul axei proprii. Pământul execută o *mişcare de rotaţie* în jurul axei sale, de la vest la est; o rotaţie completă se realizează în 23 ore, 56 minute şi 4 secunde (zi siderală) (Fig. 1).

Orbita însăşi se roteşte încet în spaţiu, în aceeaşi direcţie cu deplasarea Pământului pe orbită, realizând o mişcare de revoluţie completă într-un timp inegal, cu o valoare medie de 41000 de ani.

Înclinarea axei de rotație, corelată cu deplasarea anuală a Pământului în jurul Soarelui, conduce la desfășurarea normală a anotimpurilor. Momentul în care vectorul Pământ-Soare este situat în planul înclinării axiale a Pământului se numește *solstițiu* (în decembrie și iunie). Momentul în care vectorul Pământ-Soare cade perpendicular pe planul înclinării axiale a Pământului se numește *echinocțiu* (în martie și septembrie).

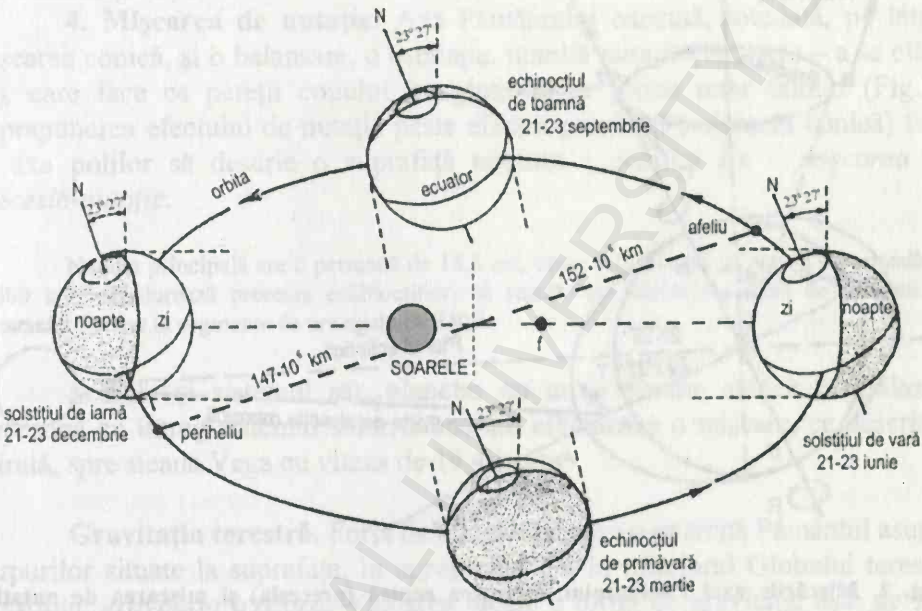


Fig. 1. Mișcarea de revoluție a Pământului în jurul Soarelui. Axa de rotație este orientată fix în spațiu, marcând cele patru poziții caracteristice pe orbită ce definesc anotimpurile; f – unul din focarele traiectoriei eliptice (după I. C. Drăgan și Șt. Airinei, 1993, modificat).

Consecințele mișcării de rotație în jurul axei polilor. Rotația Pământului în jurul propriei axe duce la individualizarea zilelor și nopților. Viteza liniară a mișcării de rotație la Ecuator este de 465 m/s și scade spre cei doi poli, unde este nulă. Mișcarea de rotație generează o *forță centrifugă* responsabilă de două procese terestre: 1. turtirea Pământului la poli și umflarea sa în zona ecuatorială (forța centrifugă este mai mare la Ecuator), și 2. producerea așa-numitei forțe sau accelerații *Coriolis*.

Forța Coriolis rezultă din compunerea geometrică a vitezei proprii și vitezei de rotație a unui corp care se deplasează pe direcție meridiană, în lungul căruia capătă viteze variate, accelerate spre ecuator și decelerate spre poli. Ea impune devieri spre vest ale corpurilor care se deplasează în lungul unui

meridian dinspre poli spre Ecuator şi devieri spre est celor care se mişcă spre poli. Ca urmare, râurile din Emisfera Nordică rod în malul estic, iar cele din Emisfera Sudică, în malul vestic. Vânturile alizee bat de la NE spre SV în Emisfera Nordică şi de la SE spre NV în Emisfera Sudică.

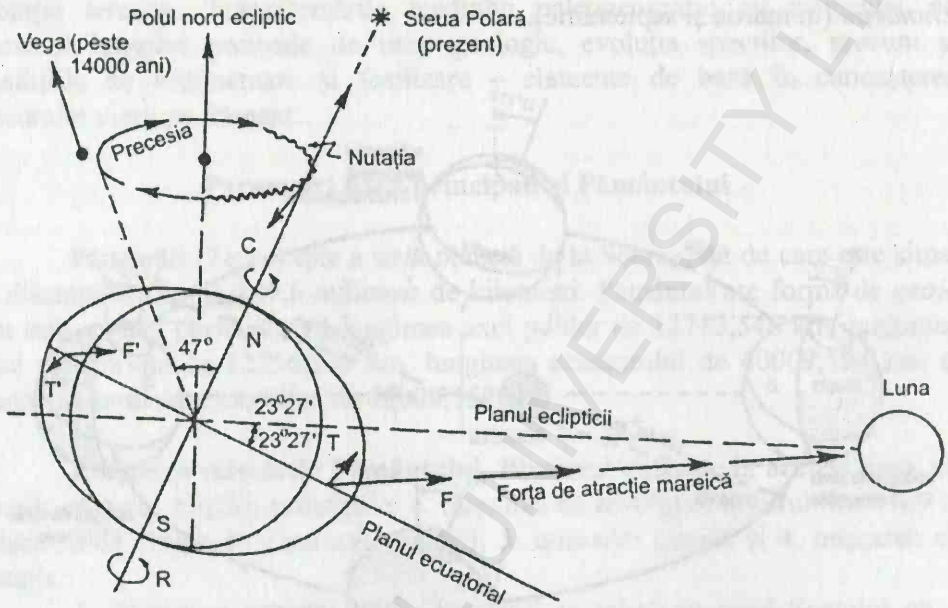


Fig. 2. Mişcările axei Pământului: mişcarea conică (precesia) şi mişcarea de nutaţie. Schema se rezumă numai la atracţia Lunii care acţionează prin forţele inegale F şi F' asupra proeminenţei ecuatoriale terestre, producând cuplul de forţe T-T' care atrage ecuatorul spre ecliptică, oscilaţie numită *nutaţie*. Concomitent, rotaţia R a Pământului în jurul axei de rotaţie produce un alt cuplu care se opune lui T-T'. Efectul rezultant C imprimă Pământului o mişcare de titirez, fenomen numit *precesie lunisolară* (după I. C. Drăgan şi Şt. Airinei, 1993).

3. Mişcarea conică. Deoarece planul ecuatorial al Pământului este înclinat faţă de planul eclipticii cu un unghi de 23°27', forţele de atracţie combinate ale Soarelui şi Lunii acţionează în sensul îndreptării poziţiei axei Pământului spre o stare perpendiculară pe planul eclipticii. Această forţă lunisolară, combinată cu forţa generată de rotaţia Pământului în jurul axei, imprimă Pământului o mişcare de titirez; axa imensului titirez descrie un con, cu vârful în centrul Pământului, în jurul normalei corespunzătoare axei fixe în spaţiu a polilor eclipticii. Această mişcare a axei Pământului este numită *mişcare conică* (Fig. 2). Durata de închidere completă a conului de precesie este în jur de 26000 de ani. Unghiul conului are o deschidere de 47°, reprezentând dublul semiunghiului de 23°27' între planul ecuatorial şi cel al eclipticii. Sensul mişcării

conice este de la est la vest, invers sensului de rotație a Pământului. Din această cauză, după fiecare tur relativ al Pământului în jurul Soarelui, respectiv după fiecare an, echinocțiul are loc puțin mai devreme, fenomen numit *precesia echinocțiilor*.

În prezent, axa polilor este îndreptată spre steaua Polară (situată în Ursa Minoris), iar peste 14000 de ani rolul de punct fix va fi preluat de steaua Vega din constelația Lyrei.

4. Mișcarea de nutație. Axa Pământului execută, totodată, pe lângă mișcarea conică, și o balansare, o oscilație, numită *nutație* (lat. *nuto* – a se clătina), care face ca pereții conului imaginar să ia forma unor falduri (Fig.2). Suprapunerea efectului de nutație peste efectul precesiei (mișcarea conică) face ca axa polilor să descrie o suprafață unduită a conului fix – *mișcarea de precesie-nutație*.

Nutația principală are o perioadă de 18,6 ani, ceea ce înseamnă că pentru o perioadă de 25800 ani, cât durează precesia echinocțiilor, să rezulte un număr de 1380 de oscilații ce corespund fiecare la segmente de arc egale cu 940''.

Soarele și sistemul său planetar nu au o poziție statică în Galaxie. Împreună cu întreg sistemul solar, Pământul efectuează o mișcare, ce descrie o spirală, spre steaua Vega cu viteza de 19,4 km/s.

Gravitația terestră. Forța de atracție pe care o exercită Pământul asupra corpurilor situate la suprafața, în apropierea sau în interiorul Globului terestru constituie *gravitația terestră*. Valoarea medie a forței de gravitație este de 981 cm/s^2, fiind mai mare la poli (983 cm/s^2) și mai mică la Ecuator (978 cm/s^2).

Mărimea forței de gravitație a influențat în mod fundamental organizarea structurală și funcțională a organismelor: polaritatea, simetria, planurile de organizare, masa corporală, circulația lichidelor interne, locomoția etc.

Dacă forța de gravitație a Pământului ar fi fost mai slabă, organismele ar fi fost mai înalte și subțiri; dacă, în schimb, gravitația ar fi fost mai puternică, organismele ar fi fost mai scunde și aplatizate.

Căldura Pământului. Energia calorică a Pământului are două surse: o sursă externă (solară) și o sursă internă (telurică).

Căldura externă. Energia calorică primită de la Soare se distribuie neuniform pe suprafața Pământului. La Ecuator, unde razele solare cad perpendicular, încălzirea este mai mare decât la poli, unde razele solare cad oblic. Există diferențe de încălzire și între oceane și continente. Oceanele acumulează mai multă energie, pe care o pierd mai lent, decât continentele. Pe

continente variațiile de temperatură sunt mai mari. Ca urmare, în timpurile geologice când mările epicontinentale au avut o extindere mare (a doua parte a Mesozoicului), clima a fost caldă şi cu caracter uniform.

Căldura internă. Căldura internă a Pământului are două origini: 1. căldura conservată din perioada formării sale ca planetă, care diminuează treptat prin activitățile tectonice, şi 2. căldura adăugată prin dezintegrarea substanțelor radioactive terestre, presiunea litostatică, presiunile tectonice, reacțiile geochimice etc.

Câmpul magnetic terestru. Globul terestru se comportă ca un magnet natural, generând în jurul său un *câmp magnetic*. Sursa principală a câmpului geomagnetic este reprezentată de convecția termică din pătura externă, fluidă, a nucleului terestru, la care se adaugă şi forțele de frecare dintre nucleu şi manta, ca urmare a rotației globului terestru.

La temperaturile înalte care există, probabil, în zonele centrale ale Pământului nu pot exista materiale permanent magnetice.

Polaritatea câmpului magnetic se poate inversa la diferite perioade de timp (Fig. 3).

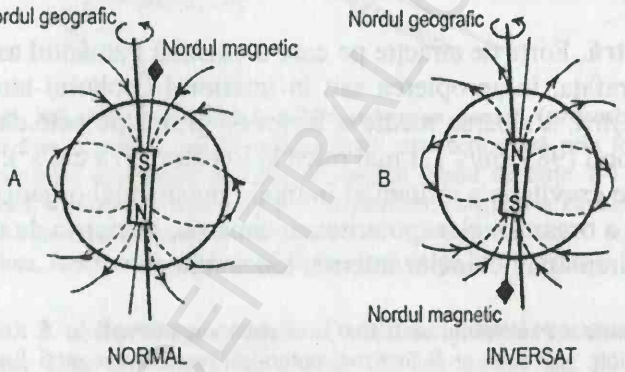


Fig. 3. Reprezentarea schematică a câmpului magnetic al Pământului în timpul perioadelor de polaritate normală (A) şi inversată (B).

Pământul are un câmp magnetic dipolar asemănător celui produs de o bară magnetică (Fig. 3). Axa geomagnetică a dipolului face un unghi de circa 11° cu axa de rotație a Pământului şi nu trece prin centrul său geometric. Punctele în care axa geomagnetică intersectează suprafața Globului constituie polii magnetici, nord şi sud. În prezent, polul nord magnetic se află în zona Polului Nord geografic (rotațional) iar polul sud magnetic în zona Polului Sud geografic, caz în care liniile de câmp magnetic ies prin polul sud magnetic, înconjoară Globul constituind *magnetosfera*, şi intră prin polul nord magnetic spre centrul Pământului (de aceea acul busolei indică polul nord magnetic). Această dispoziție a polilor magnetici a fost convențional considerată „normală". În cazul polarității inverse, liniile de câmp magnetic ies prin polul nord magnetic, situat în zona polului Sud geografic, şi intră prin polul sud magnetic, situat în zona polului Nord

geografic. Ultima inversiune a polilor magnetici ai Pământului a avut loc acum 780000 de ani, iar înainte de această dată, inversiunile din Cuaternar s-au succedat la intervale medii de 200000 de ani.

Câmpul magnetic al Pământului are un rol esențial în dezvoltarea vieții deoarece asigură un scut protector împotriva radiației cosmice, mai ales cea din componența vântului solar, care poate fi nocivă pentru organisme. Inversiunea polarității terestre este deosebit de importantă pentru organisme deoarece ea nu se realizează brusc, ci într-o perioadă de câteva milenii, timp în care câmpul magnetic are o intensitate foarte scăzută și cu mai multe polarități la nivelul întregii planete. În aceste perioade organismele sunt mult mai expuse radiației cosmice dăunătoare. Marea extincție de la sfârșitul Cretacicului, de acum 65 de milioane de ani, a coincis cu o perioadă de inversiune a polilor magnetici; se consideră, însă, că inversiunile, deși pot produce unele efecte nocive asupra viețuitoarelor, nu determină efecte catastrofice de felul marilor extincții.

Paleomagnetismul. *Paleomagnetismul*, sau *magnetismul remanent*, este magnetismul care se păstrează în rocile ce conțin magnetit, în decursul timpurilor geologice. Întrucât magnetizarea rocilor se realizează în momentul formării lor, paleomagnetismul are o mare importanță în studiul istoriei geologice.

Cu ajutorul paleomagnetismului diferitelor tipuri de roci s-a putut descoperi că, în trecut, Pământul și-a schimbat în mod repetat polaritatea (Fig. 3); s-a putut determina poziția continentelor în diferite timpuri geologice, fiind confirmată teoria „derivei continentelor" (a se vedea pg. 39-42); prin corelarea succesiunii inversiunilor de polaritate cu măsurătorile vârstelor absolute s-a fundamentat o nouă metodă de cercetare în geologia istorică – *magnetostratigrafia.*

Structura și dinamica internă a Globului terestru

Materia internă a Pământului are densități diferite, în funcție de compoziția chimică și presiune. Astfel, densitatea medie a rocilor din scoarța terestră este de 2,7 g/cm^3 și ajunge, în centrul Globului, la valoarea de 12 g/cm^3. Cu ajutorul undelor seismice, care au o viteză de propagare mai mare într-o materie mai densă, s-a constatat că densitatea materiei crește de la suprafață spre centrul planetei, dar nu uniform ci discontinuu, ca și cum ar exista mai multe învelișuri sferice interne care se acoperă unul pe altul. Aceste învelișuri au fost numite *geosfere* iar limita de separație între ele – *suprafață de discontinuitate* (există discontinuități, mai puțin pregnante, și în cadrul scoarței și mantalei, care separă aceste geosfere în subunități structurale).

Pe baza principalelor suprafețe de discontinuitate, interiorul Globului terestru este delimitat, pe adâncime, în trei geosfere principale: *scoarța, mantaua*

şi *nucleul* (Fig. 4). Principalele diviziuni şi subdiviziuni ale interiorului Globului terestru au fost notate cu literele alfabetului de la A la G.

Scoarţa (crusta) este porţiunea cea mai subţire din constituţia Globului terestru, alcătuită din material solid. Există o *scoarţă oceanică* şi o *scoarţă continentală*. Scoarţa oceanică are o grosime de 6-11 km şi constă în special din roci grele precum bazaltul. Scoarţa continentală este mai groasă (30-40 km în medie) şi este alcătuită din materiale uşoare precum granitul. Scoarţa este cea mai rece geosferă.

Scoarţa este delimitată la bază de manta prin *discontinuitatea Mohorovičić* (prescurtat *Moho*). Această discontinuitate are un traseu neregulat, descriind concavităţi sub ariile continentale şi convexităţi sub ariile oceanice. Adâncimea discontinuităţii Moho variază, în medie, între 30-40 km sub continente (maximum 70 km) şi 6-11 km sub oceane. Porţiunea scoarţei aflată deasupra discontinuităţii Moho reprezintă *litosfera superioară*; densitatea ei este de 2,7 g/cm^3.

Compoziţia chimică de bază a scoarţei terestre constă în Si şi Al („Sial") la partea superioară (pătura granitică), şi Si şi Mg („Sima") la partea inferioară (pătura bazaltică). Cele două pături ale litosferei superioare, granitică şi bazaltică, sunt separate una de alta prin *discontinuitatea Conrad.*

Litosfera este formată din scoarţa terestră (sau litosfera superioară, până la discontinuitatea Moho) şi un strat superior al mantalei (sau litosfera inferioară) de consistenţă solid-plastică; ea se întinde până la adâncimea de 150 km.

Mantaua, a doua geosferă principală, este cuprinsă între discontinuitatea Moho (6-70 km) şi *discontinuitatea Wieckert-Gutenberg*, situată la 2900 km adâncime. Mantaua este diferenţiată în două mari niveluri: mantaua superioară (externă) şi mantaua inferioară (internă). Cele două niveluri ale mantalei sunt separate printr-o discontinuitate aflată la circa 400 km adâncime (eventual la 650 km adâncime, dacă se include şi *zona de tranziţie* dintre cele două niveluri ale mantalei).

Mantaua superioară are densitatea cuprinsă între 3,4-4,3 g/cm^3 şi este constituită din materialele bazice şi ultrabazice ce conţin Cr, Fe, Si şi Mg („Crofesima"), numite *peridotite* (cu mai mult de 70% minerale bogate în siliciu şi magneziu). În zonele profunde, mantaua superioară are temperaturi estimate la 1400-3000°C.

Mantaua superioară este compusă din trei straturi (notate B', B", B"") (Fig. 5). Primul strat (B') este rigid şi constituie litosfera inferioară. Al doilea strat, mai fluid şi cuprins între 70 şi 250 km adâncime, se numeşte *astenosferă,* şi are un rol deosebit în dinamica plăcilor litosferice. Aici, materia are, la scară planetară, un comportament plastic, fiind sediul unor curenţi de convecţie de

mari dimensiuni, cu mişcare lentă, care au un rol deosebit în dinamica scoarţei. Al treilea strat al mantalei superioare (B'") este rigid şi cu constituţie omogenă.

Zona de tranziţie între cele două straturi ale mantalei, cuprinsă între 400-650 km adâncime, este sursa magmelor bazaltice.

Mantaua inferioară este situată între 650-2900 km adâncime şi are densitatăţi de 4,3-5,4 g/cm^3; ea este alcătuită din silicaţi polimorfi ce conţin Ni, Fe, Si, Mg, O („Nifesima"), şi are temperatura medie estimată la 3000°C. La limita inferioară a mantalei inferioare s-a identificat un strat (D") cu grosimi de 200-300 km, adesea identificat cu mantaua inferioară. Discontinuitatea undelor seismice sugerează că stratul D" poate fi deosebit chimic de mantaua inferioară situată deasupra lui.

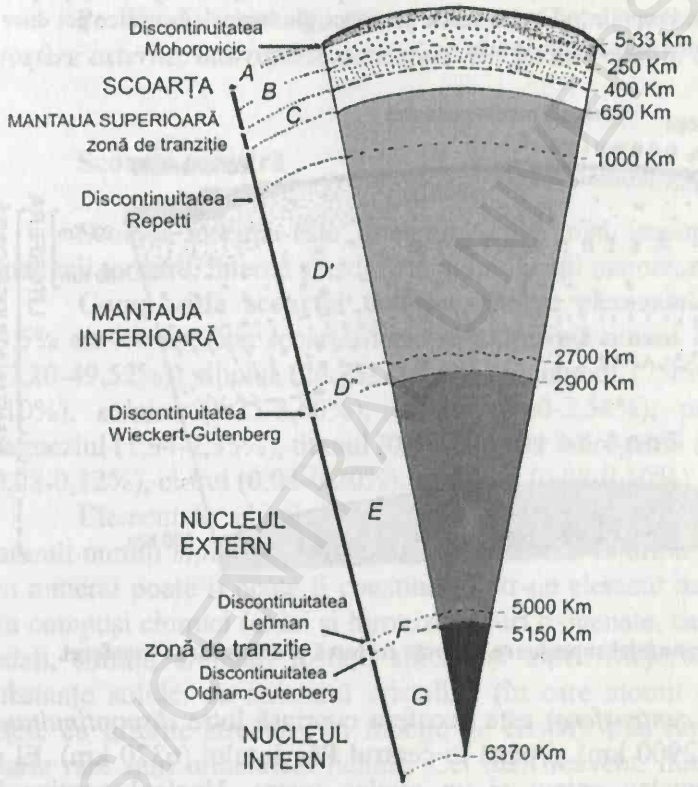


Fig. 4. Structura internă a Globului terestru.

Magma este un material natural, fluid, cu temperaturi în timpul emisiei la suprafaţă de peste 700°C (până la 1250°C) şi format dintr-o fază lichidă (o topitură de silicaţi) în care, adesea, stau în suspensie numeroase cristale de diverse minerale. Magmele bazaltice au temperaturi mai ridicate, de 800-900°C, iar cele acide mai scăzute, de 600-700°C.

De regulă, în topitura magmatică se găseşte în stare dizolvată o *substanţă volatilă* (H_2O, CO_2, H_2S etc.), care se poate degaja uşor prin depresurizare. Magmele formate în profunzime tind

să se ridice spre suprafață, penetrând crusta solidă, fenomen numit *intruziune magmatică*. Dacă magmele nu ajung la suprafață, ele se consolidează în profunzimea scoarței sub formă de *corpuri magmatice intruzive* (=*corpuri plutonice*); dacă, în schimb, ele ajung la suprafață pierd din gaze și poartă numele de *lave,* iar fenomenul este cunoscut sub numele de *erupție vulcanică*. Adâncimea vetrei magmatice, de unde pornește coșul vulcanului, variază de la 20 km (în Kamceatka) la 5 km (Vezuviu).

În cazul unei erupții vulcanice, magmele ajunse la suprafață pierd cu violență substanțele volatile, prin depresurizare bruscă, generând *explozia vulcanică*: topitura se pulverizează iar cristalele și lavele deja întărite se sfărâmă în bucăți numite *piroclaste*. Lavele bazice (sărace în SiO_2) sunt mai fluide, dau curgeri întinse, se degazeifică ușor și prin urmare dau erupții liniștite; lavele acide, fiind mai vâscoase și greu degazeificabile, dau erupții explozive, cu numeroase produse solide (predominant cenușă vulcanică). Manifestările vulcanice submarine, deși mai puțin cunoscute decât cele de pe uscat, sunt mai frecvente. Ele au un caracter bazic și ultrabazic, în marile spații oceanice, și un caracter intermediar (andezitic) în apropierea continentelor. Lavelor submarine le este caracteristic aspectul de *pillow-lava*, adică proeminențe rotunjite ca niște perne, separate de șanțuri înguste. Erupțiile vulcanice foarte puternice din bazinele oceanice pot duce la formarea de conuri submarine sau chiar de insule.

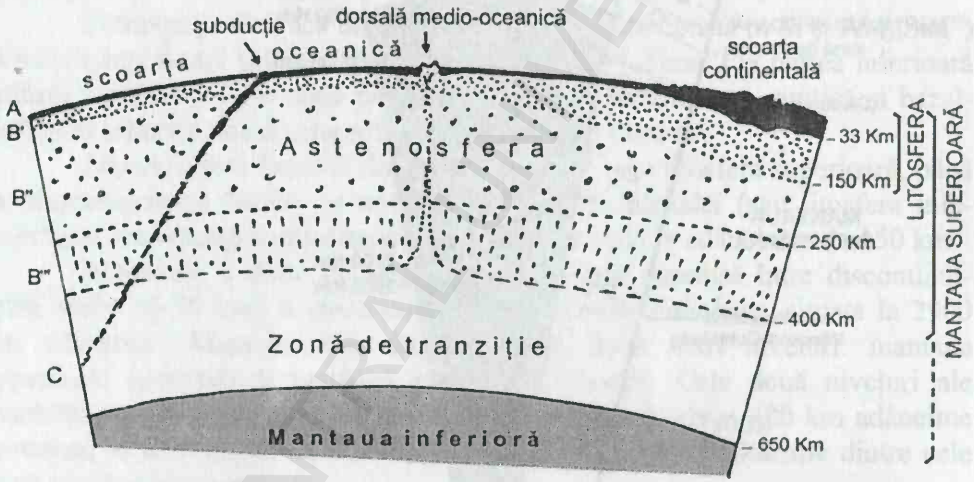


Fig. 5. Structura mantalei superioare, scoarța terestră și delimitarea litosferei.

Nucleul (sau *centrosfera*) este geosfera cuprinsă între *discontinuitatea Wieckert-Gutenberg* (2900 km) și până în centrul Pământului (6370 km). El se diferențiază într-un nucleu extern și un nucleu intern. Nucleul conține în principal Ni și Fe („Nife").

Nucleul extern este cuprins între 2900-5150 km adâncime, are o consistență fluidă fierbinte (temperaturi de 4000-5000°C), și densitatea de 10-12,3 g/cm^3. Compoziția sa chimică constă în Fe, o anumită cantitate de Ni și probabil 10% S și/sau O. Nucleul extern este sediul mișcării convective și

prezintă conductivitate electrică. Acest strat conductiv în combinație cu rotația Pământului creează un efect *dinamo* care generează *câmpul magnetic* al Pământului. El este, de asemenea, răspunzător de trepidațiile subtile din rotația Pământului.

Trecerea de la nucleul extern la nucleul intern se realizează printr-o *zonă de tranziție*, marcată de *discontinuitatea Lehman* (5000 km adâncime) și *discontinuitatea Oldham-Gutenberg* (5150 km).

Nucleul intern este cuprins între 5150-6370 km adâncime; are densitatea medie de aproximativ 15 g/cm^3 și temperaturi estimate la 5000-6000°C. Compoziția chimică constă în Fe, Ni și câteva elemente ușoare (probabil S, C, O, Si, K). Din cauza presiunilor mari el are o consistență solidă, stând suspendat în topitura nucleului extern.

Pe lângă aceste geosfere interne, Globul terestru prezintă alte trei *geosfere externe*: *hidrosfera, atmosfera* și, cea mai tânără, *biosfera.*

Scoarța terestră

Scoarța terestră este domeniul celor mai importante manifestări ale dinamicii terestre, internă și externă, cu implicații majore asupra biosferei.

Compoziția scoarței terestre. Dintre elementele chimice cunoscute, 99,5% din compoziția scoarței terestre reprezintă numai 14 elemente: oxigenul (47,20-49,52%), siliciul (25,75-26,60%), aluminiul (7,45-8,80%), fierul (4,70-5,10%), calciul (3,25-3,60%), sodiul (2,40-2,54%), potasiul (2,35-2,60%), magneziul (1,94-2,35%), titanul (0,58-0,61%), hidrogenul (0,15-1,00%), fosforul (0,08-0,12%), clorul (0,04-0,20%), carbonul (0,08-0,10%), sulful (0,04-0,10%).

Elementele chimice se găsesc în scoarță sub forma unor compuși naturali numiți *minerale.* Mineralele se formează în urma unor procese chimice. Un mineral poate fi poate fi constituit dintr-un element nativ (Au, Ag etc.), sau din compuși chimici (oxizi și hiroxizi, săruri oxigenate, carbonați, nitrați, borați, iodați, sulfați, cromați, fosfați, silicați și alții). Majoritatea mineralelor sunt substanțe solide, cu structură cristalină (în care atomii componenți formează rețele cu diferite structuri, în funcție de cristal), mai rar cu structură amorfă; foarte rare sunt mineralele lichide. Cel mai frecvent, mineralele apar asociate, constituind *roci* și *minereuri.*

Rocile sunt asocieri de cel puțin două minerale; există însă și roci monominerale (cum este calcarul format din $CaCO_3$ sau sarea din NaCl).

Categorii de roci. După geneză se deosebesc trei categorii mari de roci: 1. roci magmatice, 2. roci sedimentare și 3. roci metamorfice.

1. Rocile magmatice. Rocile magmatice se formează prin consolidarea (solidificarea) magmelor pe două căi: 1. prin *cristalizarea fazei lichide*; 2. prin *vitrificare*. Cauza solidificării este răcirea. Răcirea lentă, în adâncime, favorizează cristalizarea (roci intruzive) iar răcirea rapidă, la suprafață, favorizează vitrificarea (roci vulcanice = efuzive).

Rocile magmatice intruzive, după conținutul lor în SiO_2, se împart în: roci *ultrabazice* (sub 45% SiO_2 – peridotite), *bazice* (45-52% SiO_2 – gabbrouri, bazalte), *intermediare* (52-65% SiO_2 – sienite, diorite, trahite, andezite), *acide* (65-72% SiO_2 – granite, granodiorite) și *hiperacide* (peste 75% SiO_2).

Pentru definirea unei roci magmatice, pe lângă compoziția mineralogică, mai este necesară și precizarea raporturilor dintre mineralele componente. Aceste raporturi sunt exprimate în termenii de *structură* și *textură*.

Structura unei roci magmatice se referă la particularitățile legate de mărime, formă, și relațiile reciproce dintre cristalele componente. Atunci când consolidarea și cristalizarea magmei are loc lent, la mare adâncime, rocile prezintă o *structură holocristalină*, în care mineralele sunt în întregime cristalizate și vizibile cu ochiul liber sau cu lupa (granit, granodiorit, sienit etc.); atunci când topiturile se răcesc în zone superficiale ale scoarței, rocile prezintă cristale mari prinse într-o masă amorfă, sticloasă sau microcristalină, ceea ce caracterizează *structura hipocristalină* sau *porfirică* (porfirul, andezitul, bazaltul); în sfârșit, atunci când răcirea magmei are loc brusc, la temperaturi și presiuni scăzute, la suprafața scoarței, roca rezultată conține o masă amorfă, asemănătoare sticlei – *structura sticloasă* (piatra ponce, scoriile vulcanice, obsidiana).

Textura se referă la aranjamentul spațial al mineralelor ce intră în alcătuirea unei roci magmatice. Structura și textura reflectă condițiile în care s-a produs consolidarea magmatică și permit stabilirea caracterului plutonic (de adâncime) sau vulcanic al rocii.

2. Rocile sedimentare. Aceste roci, numite și *exogene*, se formează la suprafața Pământului, pe mai multe căi:

a. prin *dezagregarea* rocilor preexistente, transportul și depunerea materialului dezagregat în zone depresionare, continentale sau marine, numite *bazine de sedimentare* și *diageneza* (consolidarea) materialului sedimentar;

Diageneza reprezintă totalitatea proceselor fizice și chimice pe care le suferă sedimentele din momentul depunerii și până la transformarea lor în roci sedimentare definitive (compactizarea, cimentarea, dizolvarea, recristalizarea, metasomatoza compușilor chimici primari).

b. prin *procese chimice* de precipitare din soluții superconcentrate și depunere sub formă de cristale; în acest fel se depun silicați, oxizi de fier

(hematit), fosfaţi (apatit), carbonaţi (calcit), sulfaţi (gips), halogenuri (sare gemă, silvină).

c. prin *procese biotice* de acumulare a părţilor scheletice (*bioclaste*) şi construcţie de schelet mineral (stromatolite, recife coraliere).

Recifele fosile se prezintă în depozitele sedimentare sub două forme: *bioherme* şi *biostrome*. Biohermele sunt construcţiile recifale propriu-zise, alcătuite mai ales din corali, briozoare şi alge calcaroase, dezvoltate pe verticală, şi cu stratificaţie discretă sau absentă. Biostromele sunt calcare stratificate, bioacumulate, cu extindere laterală şi dezvoltare lenticulară. Acestea sunt formate mai ales din bivalve, brachiopode, spongieri etc.

Dintre cele trei categorii mari de roci, rocile sedimentare sunt cele care pot conţine fosile (excepţional şi rocile metamorfice). Rocile sedimentare reprezintă 5% din constituţia scoarţei terestre, dar ele acoperă în proporţie de 95% suprafaţa scoarţei terestre.

Formele structurale primare ale rocilor sedimentare. Aranjarea rocilor sedimentare poate fi primară (originară) sau deranjată de forţele telurice (secundară).

Forma structurală primară a rocilor sedimentare este *stratul orizontal*. Prin procesul de sedimentare, particulele aflate în suspensie în aer sau apă se depun, sub acţiunea forţei gravitaţionale, în *strate*, care se acoperă succesiv.

Stratul este o entitate petrografică sau un corp geologic tabular delimitat de suprafeţe plane, de obicei, paralele între ele; el este uniform din punct de vedere petrografic.

Stratele se pot afla între ele în raport de *concordanţă* sau de *discordanţă*. Poziţia concordantă a stratelor se datorează continuităţii procesului de acumulare a sedimentelor (*concordanţă stratigrafică*). De cele mai multe ori continuitatea în sedimentare se evidenţiază printr-o dispoziţie mai mult sau mai puţin *paralelă* a stratelor. Strate concordante se întâlnesc de obicei în domeniul marin.

Discordanţa stratelor indică întreruperi în procesul de acumulare a sedimentelor. Ea se defineşte prin raportul dintre stratele mai vechi, care au suferit o eroziune parţială, şi stratele mai noi care le acoperă. Stratele discordante indică o vârstă diferită a acestora (*discordanţă stratigrafică*).

Discordanţele sunt de mai multe feluri, dar mai importante sunt două: discordanţa unghiulară şi discordanţa paralelă.

În cazul *discordanţei unghiulare* stratele, separate prin suprafaţa de discordanţă, fac unghiuri între ele mai mari sau mai mici. Discordanţele unghiulare sunt condiţionate de mişcări epirogenice (de ridicare sau de coborâre lentă a bazinului marin) sau de mişcări orogenice.

În cazul *discordanței paralele* stratele de deasupra și dedesubtul suprafeței de discordanță sunt paralele (falsa concordanță). În acest caz, prezența fosilelor ușurează mult recunoașterea discordanțelor paralele.

Categorii de roci sedimentare. Clasificarea și nomenclatura rocilor sedimentare constituie o problemă deoarece criteriile folosite (textural, structural, compozițional, genetic) nu se aplică întregii multitudini de roci. În linii mari se deosebesc trei categorii de roci sedimentare: detritice, de precipitare fizico-chimică și organogene.

Rocile detritice rezultă prin dezagregarea rocilor preexistente; ele pot fi necimentate (grohotișurile, bolovănișurile, pietrișurile, nisipuri, praful, mâlurile, cenușile vulcanice), sau cimentate (breccia, gresia, argila, marna, loessul, bauxita, tuful vulcanic).

Rocile de precipitare fizico-chimică a sărurilor se formează în bazine închise cu evaporare intensă (sarea gemă, gipsul, calcarul oolitic).

Rocile organogene se împart în două categorii: acaustobiolite (necombustibile) și caustobiolite (combustibile). *Rocile acaustobiolite* (care nu ard) pot fi *calcaroase* (creta, calcare numulitice, calcare coraligene, calcare cu gastropode, cu bivalve etc.), sau *silicioase* (diatomitul, radiolaritul). *Rocile caustobiolite* (care ard) s-au format prin transformarea materiei organice în condiții anaerobe (cărbunii, petrolul, gazele naturale, asfaltul, ozocherita, chihlimbarul).

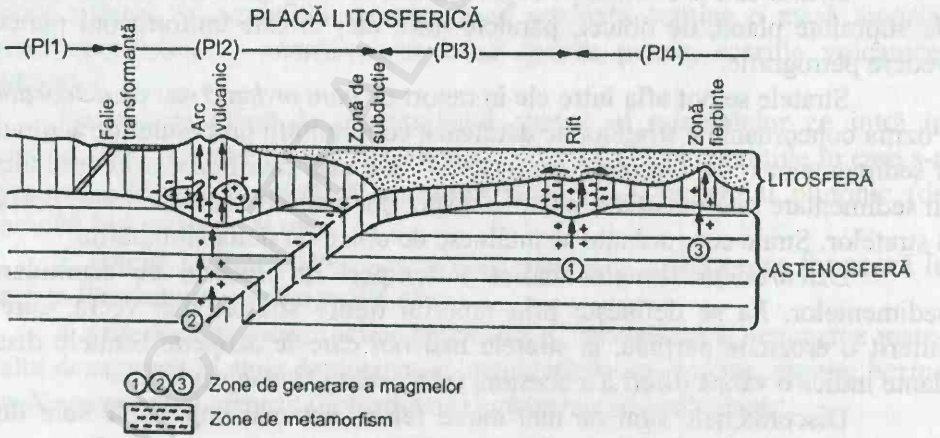


Fig. 6. Magmatism și metamorfism în funcție de evoluția plăcilor litosferice (după T. Gridan, 1983).

3. Rocile metamorfice. Aceste roci provin din roci magmatice sau sedimentare care au suferit transformări puternice fizico-chimice, la temperaturi și presiuni ridicate în interiorul scoarței terestre. Metamorfismul este de două

feluri: 1. *dinamic*, produs în timpul mişcărilor scoarţei asupra stratelor aflate în adâncimea fundului oceanic; rocile metamorfice rezultate în acest proces sunt *şisturile cristaline* (gnaisul, micaşistul, cuarţitul, filitele) sau *ardezia*; 2. *de contact termic*, apărut la contactul dintre magma fierbinte, care înaintează prin fisurile scoarţei spre suprafaţă, şi rocile înconjurătoare care sunt supuse metamorfozării (Fig. 6); prin metamorfismul de contact termic al rocilor calcaroase iau naştere *calcarele cristaline* (*marmura*).

Minereul este o rocă constituită din minerale care se întâlnesc foarte rar în rocile obişnuite din jur. Ele sunt acumulate în *zăcăminte* (de exemplu zăcăminte metalifere, zăcăminte nemetalifere, combustibili energetici).

Structura scoarţei terestre

Scoarţa terestră este diferenţiată, din punct de vedere structural şi dinamic, în două mari categorii: scoarţă continentală şi scoarţă oceanică.

Scoarţa continentală. Scoarţa continentală are o grosime cuprinsă între 20 şi 70 km şi este formată din trei unităţi structurale:

1. *o pătură superioară,* cu grosimea de 15-20 km, discontinuă, formată din roci sedimentare.

2. *o pătură intermediară*, de 17 km grosime, formată din roci de tip „granitic" (şisturi cristaline, gnaise şi granitoide). Formaţiunile care se întind de la suprafaţă şi până la discontinuitatea Conrad, care separă rocile acide (deasupra) de cele bazice (dedesubt), formează aşa-numitul „Sial".

3. *o pătură inferioară*, de 10-30 km grosime (sub discontinuitatea Conrad), formată din roci magmatice bazice (gabbrouri, serpentinite, amfibolite) („Sima"); acest strat prezintă asemănări cu stratul oceanic. Sub pătura continentală inferioară se găseşte discontinuitatea Moho sub care se află, până la adâncimea de 150 de km, *litosfera inferioară* formată din magmă (*pirolit*) generatoare de lave vulcanice.

Scoarţa oceanică. Scoarţa oceanică are o grosime de 6-11 km şi este situată sub fundul oceanului; ea cuprinde două unităţi structurale:

1. *o pătură sedimentară* (care poate lipsi), cu o grosime de la câţiva zeci de metri până la maximum 500 m; conţine sedimente mobile.

2. *o pătură „bazaltică"*, formată din roci gabbroidice şi bazalte (roci magmatice intruzive bazice); la baza acestei pături se găsesc roci metamorfice (serpentinite).

Sub stratul oceanic se găseşte discontinuitatea Moho sub care se dispune *litosfera inferioară*, până la aproximativ 150 km adâncime, formată din magmă de tip vulcanic. De la 150 de km începe *astenosfera*, care se întinde în mod egal sub continente şi sub oceane.

Echilibrul izostatic al scoarței terestre. Blocurile continentale au densitate redusă comparativ cu mantaua, și plutesc pe mantaua superioară sub acțiunea forței de gravitație și conform legii lui Arhimede, realizând *echilibrul izostatic* al scoarței terestre.

Experimental, acest fapt se poate demonstra cu ajutorul unor prisme de cupru puse să plutească în mercur, care are densitate mai mare (Fig. 7). O prismă mare apasă cu o greutate sporită, adâncindu-se în mercur în proporție de 65% iar 35% rămânând la suprafață; o prismă mică va pluti afundându-se în aceeași proporție ceea ce va face ca, în comparație cu prisma mare, să fie mai scurtă atât la interior, cât și la exterior. Pentru simplificare se poate asemăna plutirea blocurilor continentale cu aisbergurile în ocean care, cu cât sunt mai mari la suprafață, cu atât sunt mai mari sub nivelul apei și invers.

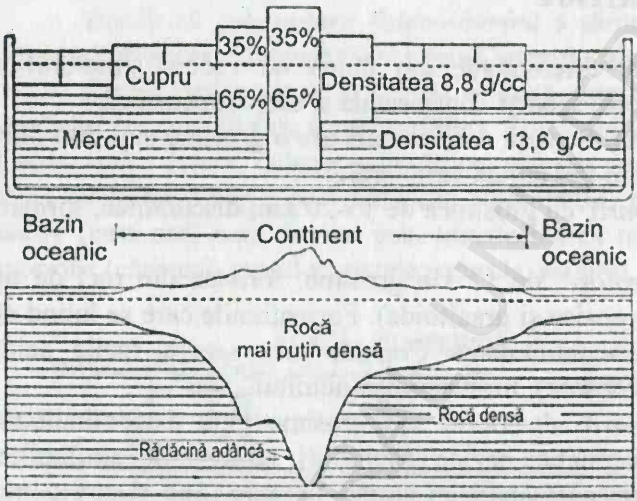


Fig. 7. Izostazia explicată de Airy prin scufundarea unor prisme inegale de cupru în mercur (sus) și aplicarea fenomenului la structura scoarței terestre (jos) (după M. Bleahu, 1978).

Ca urmare, sub regiunile muntoase, litosfera este mult mai adâncită în manta comparativ cu câmpiile, iar sub oceane discontinuitatea Moho este la cea mai mică adâncime.

Evidențierea echilibrului izostatic al scoarței terestre a permis, în primul rând, explicarea cauzelor mișcărilor oscilatorii (epirogenice), de coborâre și de ridicare alternativă a scoarței terestre și, implicit, transgresiunile și regresiunile marine, fenomenele de subsidență, mișcările seismice și alte procese derivate. Orice proces geologic care duce la o subțiere a scoarței va provoca ridicarea blocului respectiv, în timp ce un proces de îngroșare a scoarței va avea ca efect scufundarea blocului până la realizarea unui nou echilibru izostatic.

O confirmare a izostaziei este dată de fenomenele glaciare cuaternare care au cuprins Europa de Nord. Sub greutatea unei calote de gheață de 2000-3000 m grosime, scoarța terestră din această regiune a suferit un proces de

scufundare. Dispariția calotei glaciare a determinat ridicarea regiunii scandinave cu circa 1 m pe secol, fapt demonstrat de prezența unor depozite marine cuaternare care se află, în prezent, la altitudini de peste 1000 m față de nivelul mării.

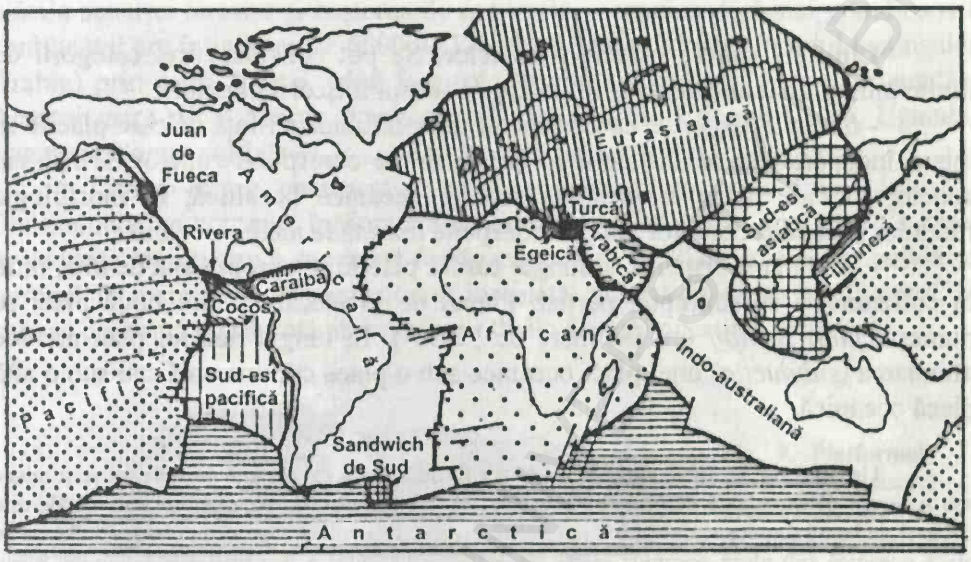


Fig. 8. Plăcile litosferice (după Horschfield și Dewey, 1971, în N. Lupei, 1979).

Structura în plăci a litosferei

Scoarța terestră este împărțită în câteva unități constituționale mari numite *plăci litosferice* (Fig. 8). Acestea cuprind, în grosimea lor, scoarța terestră și partea superioară a mantalei (până la 150 de km adâncime). Există șase plăci mari: Pacifică, Americană, Eurasiatică, Indoaustraliană, Africană și Antarctică, și alte 11 microplăci. Plăcile sunt separate între ele prin discontinuități crustale majore, cu poziție verticală sau înclinată, care ajung până la nivelul astenosferei. Plăcile litosferice pot cuprinde în aria lor, atât scoarță continentală cât și scoarță oceanică. Există plăci oceanice și plăci ce cuprind ocean plus continent. Plăcile nu sunt fixe, ci se mișcă pe astenosferă. În cursul timpului geologic, plăcile litosferice suferă transformări în ceea ce privește mărimea, putând dispărea sau forma altele (de exemplu, în prezent placa Pacifică se micșorează iar plăcile Americană și Africană, acoperite de Atlantic, se măresc). Mișcarea plăcilor litosferice a fost presupusă și demonstrată de teoria *tectonicii plăcilor*.

În anul 1961, doi cercetători americani, geologul Harry Hess şi oceanologul Robert Dietz, au formulat „teoria expansiunii fundului oceanic", elementul central al teoriei tectonicii plăcilor. Această teorie, fundamentată în continuare de McKenzie şi Parker (1967), Morgan şi Le Pichon (1968), a fost numită şi „globală" pentru că se referă la procese geologice ce cuprind întreaga planetă: mişcările orogenice şi mişcările epirogenice, vulcanismul, mişcările seismice.

Limitele dintre plăcile litosferice. Se pot considera trei categorii de limite între plăcile litosferice, în funcţie de sensul mişcării plăcilor:

- *limite divergente*, ce corespund unor falii adânci faţă de care plăcile se mişcă îndepărtându-se una de alta; aceste limite corespund zonelor de rift sau zonelor în care poate fi generată scoarţă oceanică bazaltică; în morfologia fundului oceanelor, acestor zone le coespund *dorsalele medio-oceanice.*

- *limite convergente*, în lungul cărora plăcile se apropie una de alta, intră în coliziune şi se suprapun parţial. Planul de încălecare dintre două plăci se numeşte *plan Benioff* (cu înclinare de 50-55^0). În lungul acestui plan are loc afundarea (*subducţia*) unei plăci oceanice sub o placă continentală sau sub o altă placă oceanică.

Un exemplu de subducţie sub continent îl oferă placa Pacificului de est care se subduce sub America de Sud, zonă cu intense fenomene seismice, unde marginea plăcii continentale este jalonată de lanţul muntos andin pe întinsul căruia se găsesc şi vulcani. Un exemplu de subducţie de placă oceanică sub placă oceanică se găseşte pe latura de vest a Pacificului; aici topirea plăcii subduse a dus la ridicarea până la suprafaţă a unei mari cantităţi de lave care a edificat insule vulcanice (arcurile insulelor Aleutine, Kurile, Japoniei, Mariane, Tonga-Kermadec etc.).

- *faliile transformante* sunt fracturi crustale, dispuse mai mult sau mai puţin perpendicular pe axa dorsalei, ce permit translaţii laterale ale plăcilor tectonice, în lungul limitei de separaţie dintre ele (pe distanţe de zeci sau sute de kilometri) (Fig. 12).

Relieful continentelor şi oceanelor

Relieful continental

Relieful continental este variat şi accidentat, fiind reprezentat de munţi, tăiaţi de văi adânci, podişuri şi câmpii întinse şi chiar depresiuni care coboară, în unele regiuni, sub nivelul mării.

Riftul continental (engl. *rift* – despicătură) este un element structural important al ariilor continentale (Fig. 9). Rifturile continentale apar în zone ale vechilor scuturi continentale, prin dezvoltarea unor mari sisteme de *grabene.*

Grabenul rezultă în urma unor procese de scufundare, în trepte, a unor compartimente din scoarța terestră, sub forma unor jgheaburi adânci.

Rifturile continentale pot evolua în direcția formării unei noi limite între plăcile scoarței terestre și nașterea de noi bazine oceanice. Cel mai grandios rift continental are întinderea de 6000 de km, de la Marea Moartă (nordul peninsulei Arabia) prin estul Africii, până la gurile fluviului Zambezi (Africa Orientală). Acestui mare rift îi aparțin grabenele Mării Roșii din Etiopia, Kenia, Uganda, Tanzania Congo și Malawi.

Limita dintre continent și scoarța oceanică nu este linia țărmului. Continentele se continuă în domeniul marin prin *platformele continentale* care, în anumite regiuni, au o suprafață foarte mare (Fig. 9). Platforma continentală se termină în mare printr-o pantă foarte înclinată, numită *povârniș continental*, și care se continuă cu câmpia abisală formată din scoarță oceanică (Fig. 34).

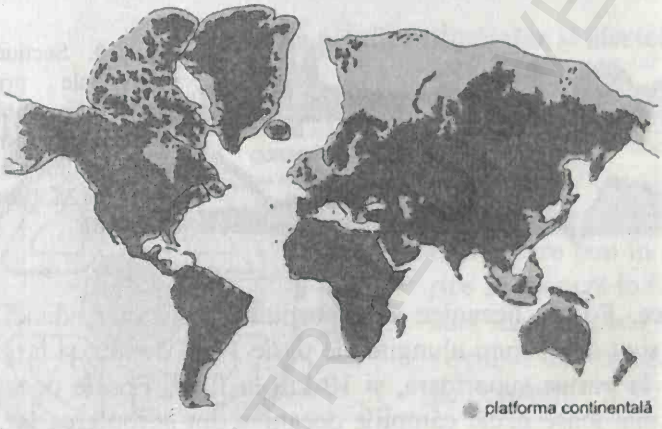


Fig. 9. Platformele continentale (nuanță deschisă). În timp ce separarea geografică între continente și oceane urmează linia țărmului, limita geologică între scoarța continentală și scoarța oceanică poate avansa mult în largul oceanului.

Relieful oceanic

Relieful oceanic este, de asemenea, variat și constituit din: dorsale mediane, fose, insule, platouri, câmpii abisale și conuri de depuneri fluviatile.

Dorsalele medio-oceanice. La limita divergentă dintre două plăci tectonice (acolo unde plăcile se îndepărtează una de alta) se dezvoltă un relief muntos, caracteristic, numit *dorsală*. Pentru că în majoritatea oceanelor au o poziție mediană, aceste lanțuri muntoase au fost numite *dorsale medio-oceanice* (Fig. 10). Dorsalele medio-oceanice constituie cel mai întins aliniament muntos al Pământului (aproximativ 45000 km lungime), care generează scoarță oceanică nouă cu o rată de 17 km^3 anual.

O dorsală medio-oceanică este o creastă despicată printr-o depresiune centrală numită *rift*. Creasta muntoasă are o înălțime cuprinsă între 2000 și 4000 m față de nivelul câmpiilor abisale din jur; creasta coboară în trepte pe cele două laturi spre câmpiile abisale.

După caracterele lor morfologice, dorsalele sunt de două tipuri principale: dorsale de tip atlantic, care prezintă rift, și dorsale de tip pacific, lipsite de rift. Dorsalele oceanice sunt fragmentate de *falii transformante*.

Dorsala Medio-Atlantică este orientată pe direcția nord-sud pe mijlocul Oceanului Atlantic, între America de Nord și America de Sud, la vest, și Europa și Africa la est. Dorsala atlantică are o lățime de circa 1000 de km; lățimea riftului la bază este de 25-50 km, iar adâncimea lui este variabilă, putând depăși 1800 m.

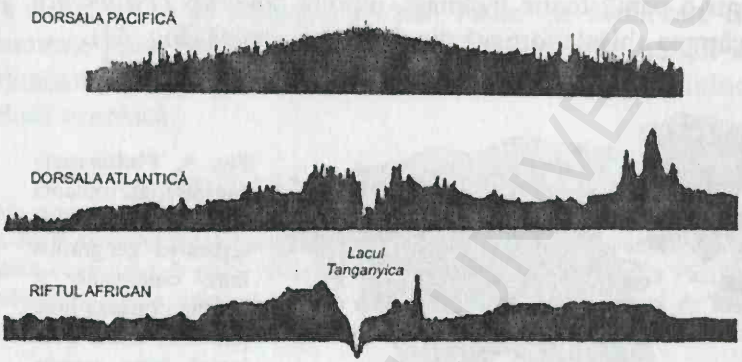


Fig. 10. Secțiuni transversale prin dorsalele pacifică, atlantică, și prin zona riftului african (după M. Bleahu, 1978).

Fosele oceanice. Fosele oceanice sunt porțiunile cele mai adânci ale reliefului oceanic. Ele sunt depresiuni alungite, de peste 1000 de km, și largi de maximum 100 de km, la partea superioară, și 10 km la fund. Fosele oceanice sunt cu 2000–5000 m mai joase decât câmpiile oceanice din apropierea lor, iar adâncimea față de suprafața mării poate măsura 5000 până la 11000 de metri. Fosele sunt asimetrice: au un versant abrupt spre largul oceanului și altul, mai domol, spre continent sau arcul insular lângă care se află. Fundul este plat, probabil din cauza umplerii cu sedimente. Cele mai multe dintre fose sunt situate în apropierea continentelor; de aici constatarea că în fața marilor catene muntoase ale uscatului se află marile zone adânci ale oceanelor și că fosele abisale marginale au valori mai ridicate decât relieful pozitiv continental și insular din fața lor. Se cunosc 21 de fose: una în Oceanul Atlantic, trei în Oceanul Indian, și restul în Oceanul Pacific.

Insulele se pot împărți în două categorii: insule continentale și insule oceanice. *Insulele continentale* sunt constituite din material sialic (ele reprezintă microcontinente); din această categorie de insule fac parte: Groenlanda, Britania,

Sicilia, Madagascar, Ceylon, Noua Guinee etc. *Insulele oceanice* sunt de natură vulcanică (din material vulcanic de pe fundul oceanic). Dacă sunt vechi, ele au suferit procese de *denudare* şi depunere şi prezintă formaţiuni sedimentare (de obicei nu mai vechi decât Terţiarul).

Denudarea (lat. *denudare* – a dezgoli, a dezveli) este un proces complex de nivelare a reliefului sub acţiunea agenţilor externi prin care materialul alterat, dezagregat şi erodat de pe culmi şi versanţi este transportat şi depus în regiunile mai joase.

Platformele oceanice se întind între povârnişul continental şi crestele medio-oceanice. Au un relief plat şi apar ca *platouri oceanice*, mai puţin adânci, şi *câmpii abisale*, la adâncimi de 4000-6000 m (numite şi depresiuni oceanice).

Pe platourile oceanice se găsesc, de regulă, şi întinse *conuri de acumulare* a materialului transportat de fluvii de pe continente.

Mişcarea plăcilor litosferice şi efectele ei

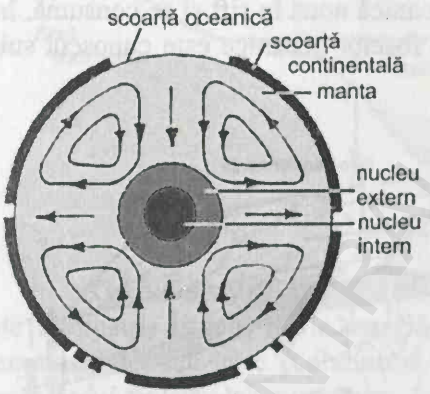


Fig. 11. Mişcarea curenţilor de convecţie în toată masa mantalei, într-un singur strat.

Plăcile litosferice, delimitate prin dorsale, fose de subducţie şi falii transformante (zonele active ale plăcilor litosferice), nu rămân într-o poziţie fixă. Forţele uriaşe care pun în mişcare plăcile litosferice se creează în interiorul astenosferei şi sunt materializate sub forma unor curenţi circulari din magma fluidă numiţi *curenţi de convecţie*. Apariţia curenţilor circulari în mantaua superioară este cauzată de răcirea materialului magmatic situat la adâncime mică, sub scoarţa terestră, faţă de cel situat la adâncime mare. Magma cu temperaturi mai scăzute devine mai densă şi se va lăsa spre adânc, în locul ei înaintând spre suprafaţă un curent de magmă mai fierbinte; acesta va suporta acelaşi proces de răcire, antrenând în acest fel mişcarea circulară a magmei care constituie o *celulă de convecţie*. Curenţii din două celule vecine au sens de rotaţie opus (Fig. 11).

Existenţa curenţilor de convecţie subcrustali a fost presupusă prima dată de geologul austriac O. Ampherer în 1906. O problemă încă în dezbatere este dacă circulaţia convectivă cuprinde toată masa mantalei sau se realizează numai în astenosferă – stratul fluid al mantalei

superioare. Dacă curenții de convecție se produc în toată masa mantalei, ei se dispun în două straturi, după cum este structurată mantaua, sau într-un singur strat? Indiferent de modelul mișcărilor convective se consideră că aceasta își are originea la suprafața nucleului extern.

Curenții ascendenți care ajung până la suprafață duc la formarea unei limite divergente dintre două plăci. Materia fluidă, revărsată la nivelul riftului, se va depune de o parte și de alta în lungul riftului, generând presiuni laterale asupra plăcilor în contact (zonă de acreție sau expansiune). Totodată, curenții verticali vor lua o poziție orizontală sub scoarța terestră, divergent față de axul riftului, și vor forța deplasarea laterală a plăcilor litosferice, una față de alta. Viteza actuală a derivei este de 5-10 cm/an.

Treptat, ia naștere o nouă scoarță oceanică ce o va înlocui pe cea veche, împinsă lateral. Procesele care au loc în rift duc la mărirea suprafeței de scoarță oceanică, dar Pământul nu își mărește circumferința, ceea ce înseamnă că trebuie să existe undeva o scurtare sau un consum al crustei vechi. Această scurtare are loc la nivelul foselor oceanice (zonă de compresiune) unde scoarța oceanică se subduce (alunecare mecanică) după un plan înclinat la 50-55°, numit *plan Benioff*, sub altă placă litosferică, și se topește în adâncul mantalei (Fig.12). Acest proces în care se generează scoarță oceanică nouă în rift și se consumă, în mod corespunzător, scoarță veche la nivelul foselor oceanice este cunoscut sub denumirea de *expansiunea fundului oceanic.*

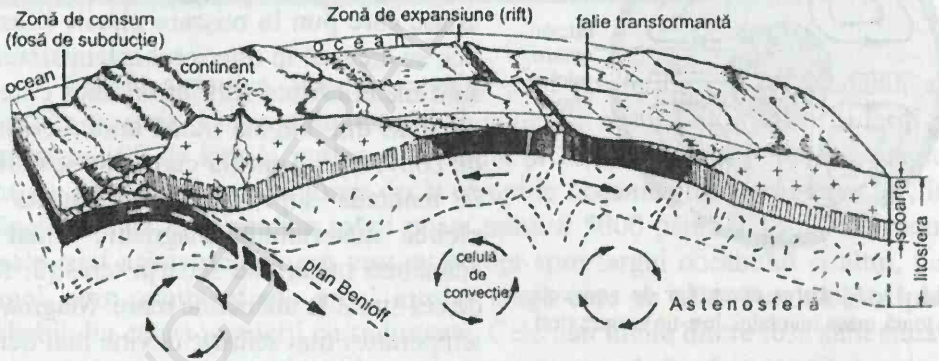


Fig. 12. Zonele de acreție (expansiune) și de consum (compresiune) în scoarța terestră (după D. Grigorescu și colab., 1992)

Placa subdusă se poate afunda la adâncimi de 700 de km după care este topită. În lungul planului Benioff se produc descărcări de energie care dau deformări elastice, cunoscute ca seisme, sau fracturări în placa sub care se face subducția. Topiturile rezultate din placa subdusă formează *focare* sau *vetre magmatice,* în care sunt exercitate presiuni locale suplimentare. Ca urmare, magma

care reuşeşte să iasă la suprafaţă prin fisuri litosferice se află la originea vulcanilor continentali plasaţi în lungul fracturilor adânci de la marginea continentelor sub care are loc subducţia. Aşa s-au format vulcanii ce constituie „lanţul de foc" al Pacificului.

Masele sialice continentale nu se subduc (au greutate mai scăzută decât scoarţa de tip oceanic), ci plutesc continuu, elementul dinamic fiind doar scoarţa oceanică.

Mişcările orogenice

Mişcările orogenice stau la originea munţilor de încreţire (gr. *oros* – munte; *genesis* – naştere). Plăcile litosferice, sub acţiunea curenţilor de convecţie, se pot apropia una de alta, până la coliziune, sau se pot depărta. Între două plăci care se mişcă convergent se pot forma bazine de sedimentare pe seama unor fose adânci şi înguste denumite *geosinclinale* (Fig. 13).

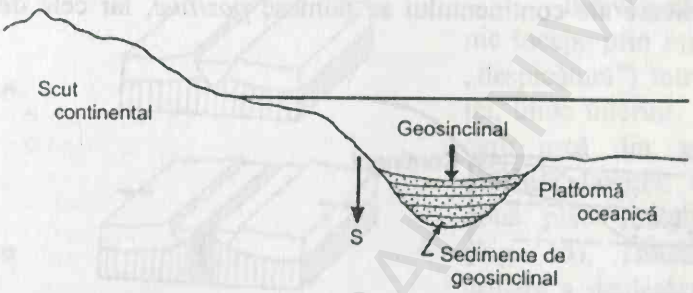


Fig. 13. Poziţia unui geosinclinal între un scut continental şi o platformă oceanică; S – sensul subsidenţei (după N. Lupei, 1979).

Geosinclinalele sunt bazine adânci, de forma unor cuvete alungite de mii de kilometri, situate fie la marginea unui continent, fie între două platforme continentale, sau între o platformă continentală şi una oceanică. Geosinclinalul este locul în care se pregăteşte înălţarea unui lanţ de munţi. Formarea geosinclinalelor este legată de fracturi adânci ale scoarţei, fracturi care conferă ariilor geosinclinale o mobilitate, o scufundare (subsidenţă) pe măsură ce se încarcă cu sedimente, care se pot acumula în grosimi de 10000–25000 m.

Mişcările care determină apropierea blocurilor crustale, cutarea sedimentelor acumulate în geosinclinale şi înălţarea formaţiunilor rezultate sunt numite *mişcări orogenice*; rezultatul pe termen lung al acestor mişcări sunt *munţii de încreţire* (sau *orogene*). Prin orogeneză ariile continentale se măresc.

Formarea unui munte de încreţire presupune succesiunea a trei faze: de *subsidenţă* a sedimentelor terigene în geosinclinal, de *cutare* a lor sub presiunea plăcilor tectonice şi de *ridicare* deasupra apelor a masivelor cutate. Aceste trei faze constituie *ciclul orogenic*.

Există două tipuri de orogeneze: orogeneza ortotectonică şi orogeneza paratectonică. *Orogeneza ortotectonică* are loc în zona de subducţie a unei plăci oceanice sub o placă continentală, având ca rezultat lanţuri muntoase de tip cordilieră la marginea continentului (de exemplu cordiliera americană). *Orogeneza paratectonică* se produce la coliziunea între două plăci continentale. Masivele cutate cuprind depozite sialice de tip continental în amestec cu depozitele oceanice de geosinclinal situate între cele două plăci continentale. Munţii formaţi astfel sunt: Ural, Himalaya, Apalaşi şi unele sectoare din orogeneza alpină.

Mişcările epirogenice

Mişcările epirogenice (gr. *epeiros* – pământ ridicat; *genesis* – naştere) sunt mişcări verticale, de coborâre şi de ridicare în acelaşi loc a scoarţei terestre (= *mişcări oscilatorii*). Cauza acestor mişcări este restabilirea echilibrului izostatic al blocului sialic. Astfel, echilibrul stabilit la un moment dat între o placă continentală şi astenosferă poate fi modificat prin supraîncărcarea ariei continentale cu sedimente sau calote glaciare. Partea supraîncărcată va coborî, în timp ce partea opusă a blocului sialic va tinde să se înalţe.

Mişcările de ridicare ale continentului se numesc *pozitive*, iar cele de coborâre *negative*.

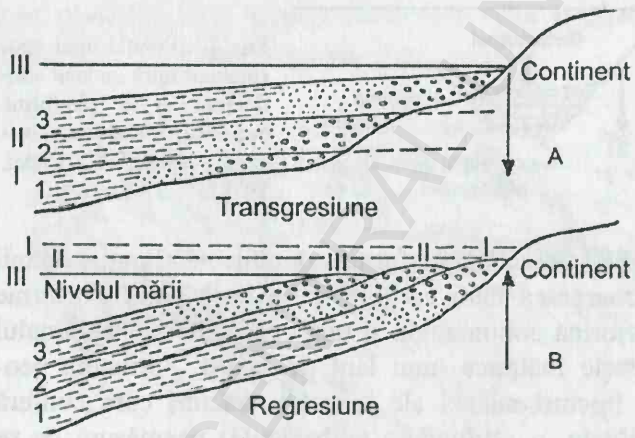


Fig. 14. Transgresiune (A) şi regresiune (B). I, II, III – nivelurile succesive ale apelor marine în ordinea vechimii; 1, 2, 3 – formaţiuni sedimentare în ordinea vechimii (după N. Lupei, 1979).

Efectele mişcărilor epirogenice. Principalele consecinţe ale mişcărilor epirogenice sunt *transgresiunile* şi *regresiunile marine.*

Transgresiunea marină este invadarea unor mari porţiuni din suprafaţa continentelor de către apele mărilor atunci când au loc coborâri ale uscatului (mişcări epirogenice negative) (Fig. 14-A).

Regresiunea marină este procesul invers, de retragere a apelor mării de pe arii întinse ale platformei continentale ca urmare a unor mişcări de înălţare a uscatului (mişcări epirogenice pozitive) (Fig. 14-B).

Ca urmare a transgresiunilor şi regresiunilor marine au loc variaţii ale liniilor de ţărm, formarea de terase marine (când mişcarea epirogenică este pozitivă).

Mişcările oscilatorii ale scoarţei terestre se deosebesc de *mişcările eustatice* care sunt oscilaţii ale nivelului mării determinate de alţi factori: topirea gheţarilor, umplerea bazinelor cu sedimente, cutarea unor zone etc.

Formarea oceanelor actuale şi translaţia continentelor

Ca urmare a mişcărilor laterale ale plăcilor litosferice şi expansiunii fundului oceanic, la intervale mari de timp (zeci şi sute de milioane de ani), masele continentale se pot aduna într-o singură arie continentală; ulterior, această arie continentală poate suporta o fază de fragmentare urmată de îndepărtarea una de alta a noi mase continentale, luând naştere noi oceane.

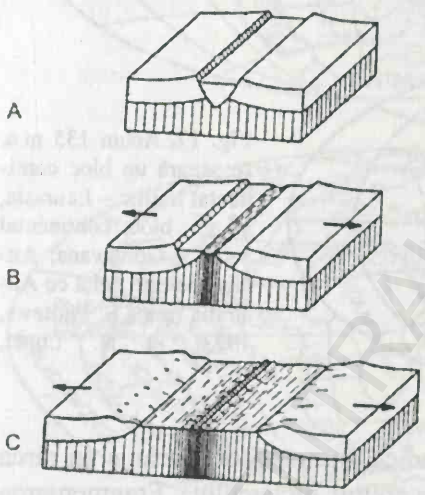


Fig. 15. Etape majore în apariţia unui bazin oceanic. A – etapa de „rift"; B – etapa tip Marea Roşie); C – etapa oceanică (tip Oceanul Atlantic) (după J. Petrescu, 1978).

Individualizarea unui bazin oceanic începe prin iniţierea unui rift (engl. – „despicătură") într-o zonă activă a scoarţei, unde ulterior, prin aportul de magmă care urcă din astenosferă, se creează presiuni laterale uriaşe care depărtează două plăci litosferice aflate în contact (Fig. 15). Translaţia continentelor, ca urmare a deplasării laterale a plăcilor pe care acestea se află, este cunoscută, mai ales, prin sintagma „deriva continentelor".

Ultima perioadă în care continentele s-au adunat într-o singură arie continentală a început la sfârşitul Paleozoicului când s-a format supercontinentul *Pangaea* înconjurat de un ocean universal – *Panthalassa* (Fig. 16). Pangaea era constituită din două mari blocuri continentale: unul nordic – *Laurasia* (America de Nord, Europa şi Asia) – şi altul sudic – *Gondwana* (America de Sud, Africa, India, Antarctida şi Australia), unite prin capătul nordic al Africii. Cele două uscaturi ale Pangaeii mărgineau în partea de est un golf foarte larg numit *Marea Tethys*.

Denumirea de *Gondwana,* pentru supercontinentul ce reunea America de Sud, Africa, India, Antarctida şi Australia, a fost dată de geologul austriac Eduard Suess (1831-1914) după numele unei populaţii dravidiene din India centrală. Suess a remarcat înaintea lui Wegener, la sfârşitul secolului al XIX-lea, asemănările pregnante privind constituţia stratigrafică a continentelor sudice.

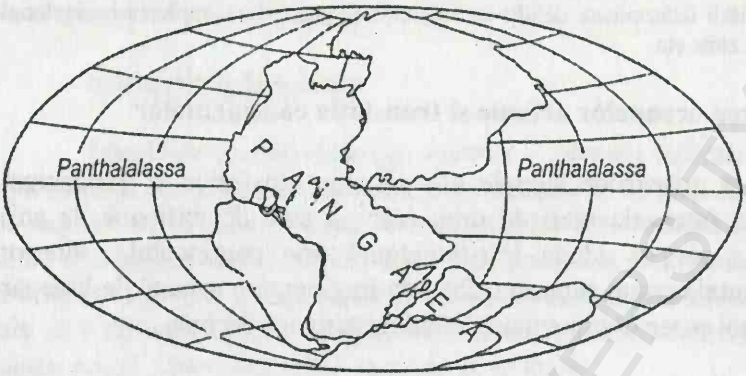


Fig. 16. Constituirea acum 200 m.a. a unui singur supercontinent – Pangaea, înconjurat de un singur ocean – Panthalassa (după S. Mattews, 1973, în N. Lupei, 1979).

Fig. 17. Acum 135 m.a. se separă un bloc continental nordic – Laurasia, şi un bloc continental sudic – Gondwana; Antarctida este unită cu Australia (după S. Mattews, 1973, în N. Lupei, 1979).

Cele mai vechi roci vulcanice care indică un nou fund oceanic au circa 200 milioane de ani (sfârşitul Triasicului şi începutul Jurasicului). Fragmentarea Pangaeii a început cu un rift (dorsală) orientat aproximativ latitudinal, care a separat America de Nord de America de Sud, şi prin o falie transformantă care a separat Pangaea în cele două blocuri: Laurasia, în Emisfera Nordică, şi Gondwana, în Emisfera Sudică, separate la est de Marea Tethys. Acum 180 milioane ani, în Jurasicul inferior-mediu, începe formarea Oceanului Indian prin separarea Indiei de Africa şi de Antarctida, urmată de translaţia ei spre nord.

La începutul Cretacicului, acum 135 de milioane de ani, cele două mari blocuri au fost destul de îndepărtate între ele în partea de vest a lor (în zona primului rift apărut), unde s-a dezvoltat Atlanticul de mijloc (Fig. 17). În Emisfera Sudică, un alt rift, cu orientare tot latitudinală, a separat din blocul

Gondwanei un corp continental din care s-au diferențiat, ulterior, Antarctida și Australia. Cu acest eveniment a început formarea Oceanului Indian. După o falie transformantă a acestui rift austral s-a desprins din Gondwana blocul Indian care și-a început translația spre nord. Riftul Atlanticului de mijloc s-a dezvoltat apoi spre nord, marcând începutul separării Laurasiei în America de Nord și Eurasia, și începutul formării Atlanticului de Nord. Blocul Laurasia a rămas totuși unit.

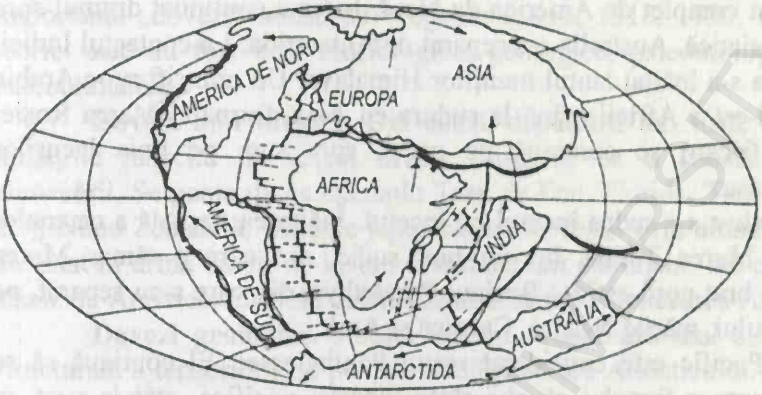


Fig. 18. Raporturile geografice acum 65 m.a. (după S. Mattews, 1973, în N. Lupei, 1979).

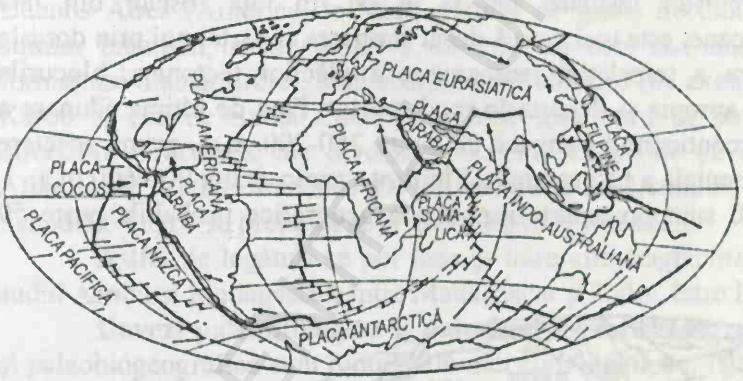


Fig. 19. Raporturile geografice actuale (după N. Lupei, 1979).

Printr-un nou rift, orientat longitudinal, apărut în interiorul Gondwanei, începe separarea, de la sud spre nord, a Americii de Sud de Africa, și formarea Atlanticului de Sud. Între timp, în Marea Tethys au loc procese de depunere de material sedimentar din vechile catene ale munților caledonici și hercinici. Funcționarea riftului Atlanticului de Sud a presupus formarea de scoarță oceanică nouă, dar nu și subsidența celei vechi, ducând la îndepărtarea Americii de Sud de Africa. Riftul Atlanticului de Sud s-a unit cu riftul austral și a imprimat continentului african o mișcare spre nord. Prin acest proces, suprafața Mării Tethys s-a redus, presând sedimentele din geosinclinalul mesogean, pe

care le-a încreţit şi marcând începutul cutelor alpine, dinarice şi carpatice. Avansarea spre nord a dorsalei nord-atlantice a mărit continuu Atlanticul de Nord, reducând treptat legătura Americii de Nord cu Eurasia la o arie tot mai îngustă care, apoi, a fost înlocuită cu un lanţ de insule (la începutul Neozoicului).

În ultimii 65 de milioane de ani (Fig. 18), raporturile paleogeografice au suferit modificări continue până la configuraţia actuală (Fig. 19). În acest timp, Europa s-a separat complet de America de Nord, India a continuat drumul spre nord, spre placa asiatică, Australia s-a separat de Antarctida. La contactul Indiei, în Terţiar, cu Asia s-a înălţat lanţul munţilor Himalaya. Un nou rift rupe Arabia de partea de nord-est a Africii, până la sudura cu Asia, formând Marea Roşie; acest rift (Est-African) se continuă pe uscat, spre sud, pe linia lacurilor Tanganyika şi Nyasa.

Marea Tethys s-a redus încetul cu încetul. Înălţarea treptată a catenelor alpine a separat Marea Tethys într-un braţ sudic, din care a rămas Marea Mediterană, şi un braţ nord-estic – Bazinul Paratethys, din care s-au separat, pe parcursul Neogenului, mările Neagră, Caspică şi Aral.

Oceanul Pacific este considerat restul Panthalassei. El continuă să se micşoreze ca urmare a faptului că absorbţia scoarţei pacifice, atât la vest, în fosele din faţa arcurilor insulare, cât şi la est, în faţa foselor din faţa continentelor americane, este mai activă decât formarea scoarţei noi prin dorsala pacifică. Ca urmare a translaţiei permanente a plăcilor tectonice, blocurile continentale se pot apropia şi depărta în mod repetat. Faţă de ultima adunare a uscaturilor în supercontinentul Pangaea de acum 250-200 m.a., prima asociere anterioară pancontinentală a fost semnalată în Proterozoic, acum 900-600 m.a.

În figura 20 sunt prezentate raporturile geografice probabile peste 50 milioane de ani.

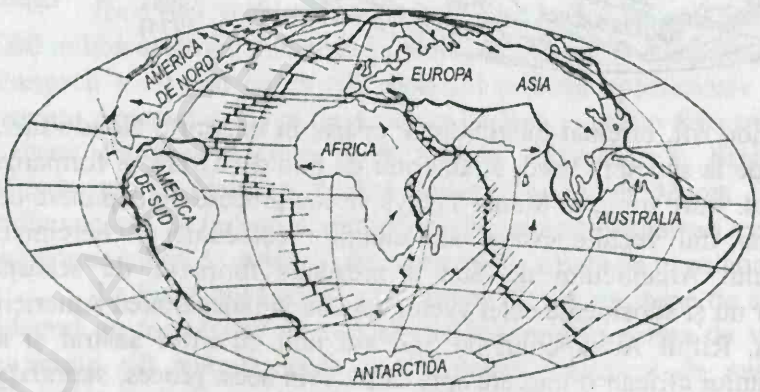


Fig. 20. Raporturile geografice probabile peste 50 m.a. (după S. Mattews, 1973, în N. Lupei, 1979).

Dovezi ale translației continentelor

Ideea că blocurile continentale ar putea executa în timp mișcări laterale a fost sugerată, cu argumente diferite, de mai mulți autori, din a doua parte a secolului al XIX-lea și începutul secolului al XX-lea. Cel care a dat prima oară cea mai solidă și temeinică argumentație asupra „teoriei derivei continentelor" a fost savantul german Alfred Lothar Wegener (1880-1930). Printre cele mai importante „dovezi" aduse de Wegener (1912, 1915, 1920, 1924) în sprijinul teoriei sale au fost cele morfologice, geologice, paleontologice, biologice și paleoclimatice.

Dovezi morfologice. Din cauza deplasării lor, toate uscaturile au terminațiile răsucite în sensul invers mișcării, ca o consecință a întârzierii alunecării. Se poate da ca exemplu Țara de Foc, Florida, Țara lui Graham (spre est), Noua Zeelandă, insulele japoneze (spre vest). Prin alunecare, continentele au lăsat în urmă un șir de insule desprinse din continent. De exemplu, Antilele, lăsate de America, insulele indoneziene, lăsate de alunecarea Asiei spre nord etc.

Dovezi geologice. Aceste dovezi se bazează mai ales pe asemănarea structurală a teritoriilor de pe cele două părți ale Atlanticului. Începând din sud sunt paralelizate lanțurile de munți din zona Capului (Africa) cu lanțul din zona Buenos Aires (America de Sud), platoul de gnais necutat african cu platoul similar brazilian, rocile eruptive africane cu cele sud-americane (ambele cu formațiuni diamantifere), serii sedimentare identice (de exemplu formațiunea de Karoo și cea de Santa Catharina). Mai spre nord se remarcă continuitatea direcțiilor structurale ale diverselor sisteme cutate de pe cele două părți ale Atlanticului: cutele hercinice ale Antiatlasului și Bretaniei, cele caledonice ale Scandinaviei, ce se prelungesc în Terra Nova și Canada.

Astfel de legături se pot face și între alte fragmente ale Pangaeii: între sudul Africii și Madagascar, între Madagascar și India, între India și Australia.

Dovezi paleontologice și paleobiogeografice. Dovezile paleontologice și paleobiogeografice sunt dintre cele mai convingătoare. Până la apariția teoriei „derivei" continentelor, asemănările dintre faunele fosile ale acestora au fost puse pe seama unor punți continentale de-a lungul cărora ar fi avut loc migrațiile. Wegener a calculat statistic, pe vârste geologice, elementele faunistice comune între diverse uscaturi, luate câte două sau mai multe. A rezultat că până în Triasic există o perfectă concordanță faunistică, apoi apar divergențe, la diferite etape: între America de Nord și Europa, în Jurasic; între Africa și America de sud, în Cretacic; între Madagascar și India, în Eocen. Concluzia ce se impune este că aceste uscaturi au făcut parte din supercontinentul unic Pangaea, iar divergențele au apărut în momentul desprinderii respectivelor blocuri continentale.

Dintre dovezile paleontologice cele mai cunoscute în ce privește translația continentelor citãm următoarele: genul *Mesosaurus* (Carbonifer superior-Permian inferior), o reptilă acvatică lacustră, găsit în depozite de același tip situate pe coasta atlantică a Americii de Sud și a Africii; flora cu *Glossopteris*, un pteridosperm de climă temperat-rece din Carboniferul superior și Permian, are un paleoareal gondwanian: America de Sud, Africa de Sud, Madagascar, India, Antarctida și Australia. Din depozite triasice provine *Lystrosaurus*, o reptilă sinapsidă erbivoră, din Africa de Sud, India și Antarctida, și *Cynognathus*, un therapsid carnivor din America de Sud și Africa de Sud (Fig. 21). Unele genuri de stegocefali (*Archegosaurus, Actinodon*) au populat Europa, America de Nord, India și Africa de Sud.

Dovezi din regnul vegetal sprijină ipoteza unității uscatului nord-american-groenlandezo-euro-asiatic. Astfel, anumite genuri cretacice precum *Credneria, Pseudoprotophyllum* au fost găsite în America de Nord, Groenlanda, Europa și Asia. De asemenea, genurile de conifere americane actuale *Sequoia, Taxodium* au fost găsite ca fosile și în Europa. Toate aceste exemple, alături de altele asemenea, dovedesc existența unei unități continentale la sfârșitul Paleozoicului și începutul Mesozoicului, fără de care actuala distribuție a fosilelor acestor organisme și ale altora ar fi de neexplicat.

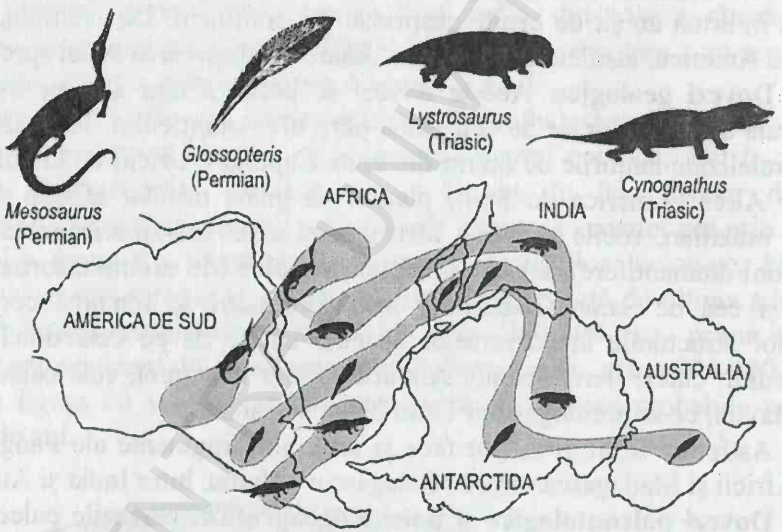


Fig. 21. Distribuția paleogeografică a unor fosile din Permian și Triasic ce concordă cu ipoteza unității supercontinentului Gondwana.

Dovezi biogeografice. Aceste dovezi reprezintă corespondentul dovezilor paleontologice pentru florele și faunele actuale. De exemplu, inexistența mamiferelor superioare în Australia este o dovadă că separarea acestui continent a avut loc înaintea Eocenului, când ele apar în celelalte continente. Există numeroase grupe de animale a căror repartiție este strict legată de configurația vechilor uscaturi. De exemplu, peștii dipnoi, cu reprezentanți numai în continentele gondwaniene (America de Sud, Africa, Australia), o serie de viermi oligocheți cu o repartiție, de asemenea, gondwaniană. În flora actuală familia

Araucariaceae, dintre conifere, este răspândită în continentele sudice, America de Sud, Australia, Noua Zeelenda şi în Indonezia.

Dovezi paleoclimatice. Aceste dovezi sunt foarte convingătoare deoarece sunt excluse ipoteticele punţi intercontinentale pentru a explica asemănările faunistice dintre continente diferite. De exemplu, în Permian a existat în Emisfera Sudică o perioadă glaciară care a lăsat urme în America de Sud, sudul Africii, Australia şi capătul sudic al Indiei. Dată fiind poziţia actuală a acestor continente este imposibil de imaginat o calotă glaciară în jurul unui pol sudic care să le fi afectat simultan. Dacă însă, continentele sunt adunate, prin translaţie, într-o Pangaee cu centrul în Polul Sud, este posibil de acceptat o calotă unitară, de dimensiuni raţionale, care să afecteze regiunile menţionate. Această unitate a uscaturilor din Emisfera Sudică este sugerată şi de flora fosilă cu *Glossopteris*, de climat temperat-rece întâlnită în regiunile cu urme glaciare din Paleozoicul superior. De asemenea, repartiţia actuală a depozitelor carbonifere în zona temperată corespunde zonei ecuatoriale din Carbonifer, cu climă caldă şi umedă, în care s-au dezvoltat plantele pe seama cărora s-au format cărbunii.

Confirmarea teoriei translaţiei continentelor

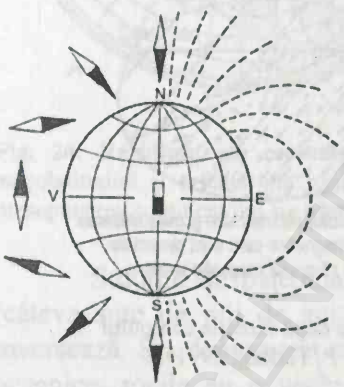


Fig. 22. Relaţia între înclinaţia magnetică şi latitudine (după D. H. şi M. P. Tarling, 1971).

Deşi teoriei lui Wegener i-au fost aduse critici diverse, de ordin mecanic, biologic sau de geologie structurală, teoria a primit girul lumii ştiinţifice internaţionale în urma cercetărilor de paleomagnetism (în anii 1950-1960).

În momentul consolidării rocilor vulcanice, mineralele feromagnetice ce cristalizează se orientează în funcţie de axa câmpului geomagnetic din acel moment. Măsurătorile înclinării rocilor magnetizate pot indica latitudinea la care rocile şi-au dobândit magnetizarea. Astfel, înclinaţia unui ac magnetic suspendat variază de la verticală, în regiunea polului, la orizontală, în regiunea Ecuatorului (Fig. 22).

Această orientare rămâne definitivă în constituţia rocilor şi se numeşte *magnetism remanent* sau *paleomagnetism*.

Magnetismul fosil nu se găseşte numai în rocile vulcanice răcite. Rocile sedimentare, cum sunt gresiile şi argilele, au o compoziţie mai complexă decât rocile vulcanice. Ele sunt formate, în principal, din particule care au fost erodate din rocile preexistente şi transportate într-un bazin de sedimentare (lacuri, mări).

Particulele minerale de fier, din acest material, sunt deja magnetice deoarece au fost erodate din roci magnetizate anterior, dar, în timpul în care au fost transportate de curenți, ele și-au pierdut orientarea magnetică; devenite libere, aceste particule se reorientează în noua direcție a câmpului magnetic. Prin consolidarea și diageneza acestor depuneri se formează roci sedimentare în care particulele magnetice sunt orientate paralel cu liniile câmpului magnetic din acel timp (Fig. 23).

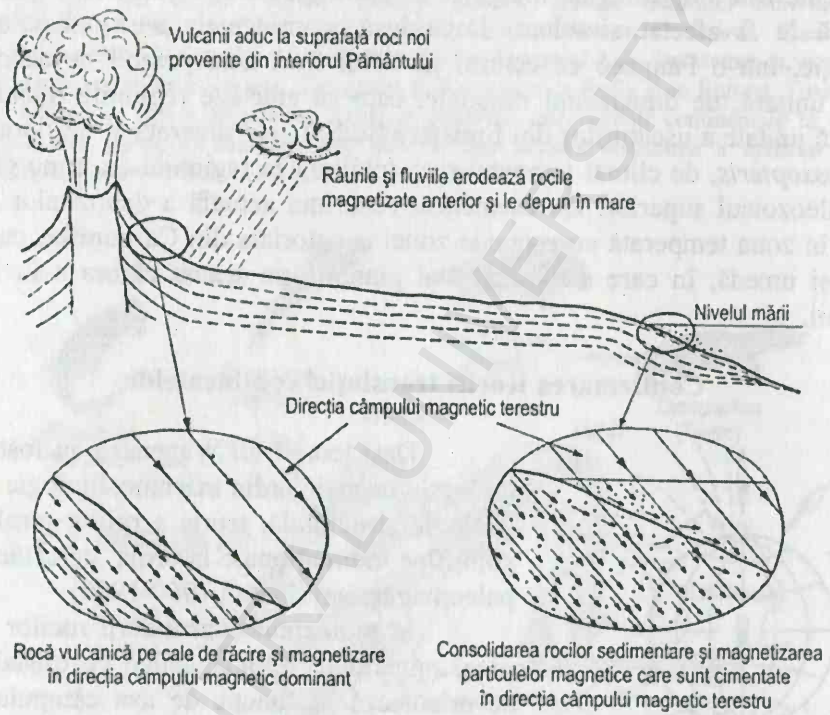


Fig. 23. Magnetizarea rocilor vulcanice și sedimentare după direcția câmpului magnetic din timpul respectiv (după D. H. și M. P. Tarling, 1971).

În concluzie, ambele tipuri de roci, vulcanice și sedimentare, pot prezenta o magnetizare care reflectă direcția polului geomagnetic din timpul când s-a format roca. Latitudinea la care roca a fost magnetizată poate fi calculată din unghiul de înclinare față de orizontală a direcției magnetice din rocă (Fig. 22).

Studiul magnetismului remanent al unor roci de vârste diferite din același loc din America de Sud a arătat că polii magnetici ai Pământului par a fi migrat, că nu au fost întotdeauna în același loc. Pentru a interpreta astfel de rezultate, ori considerăm că punctul respectiv de colectare a rocii, respectiv

continentul, a stat pe loc şi s-a deplasat polul, ori fixăm pe loc polul şi deplasăm continentul. Roci de aceeaşi vârstă, din Paleozoicul superior, prelevate din America de Sud şi din Africa, indică un pol Sud comun, dar, începând de acum 250 m.a., polul Sud indicat de cele două categorii de roci este diferit, ca şi cum America de Sud ar fi avut un pol Sud, iar Africa ar fi avut un alt pol Sud. În acest caz nu rămâne decât o singură explicaţie: polul Sud a fost acelaşi, dar continentele şi-au schimbat treptat, şi în mod diferit, poziţia faţă de el (Fig. 24).

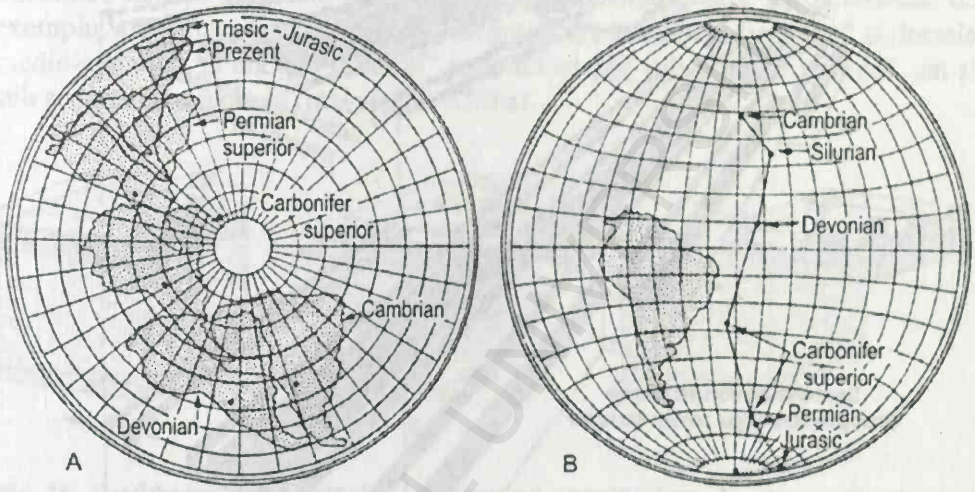


Fig. 24. Rezultate ale cercetărilor de paleomagnetism pentru America de Sud. A – paleolatitudini şi orientări în presupunerea Polului Sud fix; B – traseul „migrării polului" în presupunerea continentului fix (după K. M. Creer, 1965, în J. C. Drăgan şi Şt. Airinei, 1993).

Studiile de paleomagnetism au arătat că la anumite intervale de timp (câteva sute de mii de ani – câteva milioane de ani) polaritatea planetei se inversează. S-a demonstrat că, de o parte şi de alta a riftului unei dorsale medio-oceanice, rocile au o vechime ce creşte, treptat, de la rift spre marginea de subducţie a scoarţei oceanice. Acest lucru este firesc, în condiţiile preconizate de teoria expansiunii fundului oceanic, deoarece în apropierea riftului se consolidează lava ieşită cel mai recent şi, în timp, rocile formate din ea sunt împinse lateral devenind mai vechi, iar în locul lor se formează alte roci mai tinere.

Studiul proprietăţilor magnetice ale rocilor vulcanice de vârste diferite din zonele de rift, formate în etape succesive, arată că polaritatea acestora se dispune sub formă de benzi de polaritate normală şi inversă, în funcţie de orientarea liniilor de câmp magnetic din momentul formării acestor roci. Această alternanţă a benzilor de polaritate normală şi inversă, de o parte şi de alta a

riftului, ilustrează procesele dinamice (de tip bandă rulantă) ce caracterizează scoarța oceanică, procese ce constituie totodată factorul motor cauzal al translației continentelor (Fig. 25). Prin astfel de argumente, aduse de cercetările de paleomagnetism, teoria translației continentelor a fost dovedită.

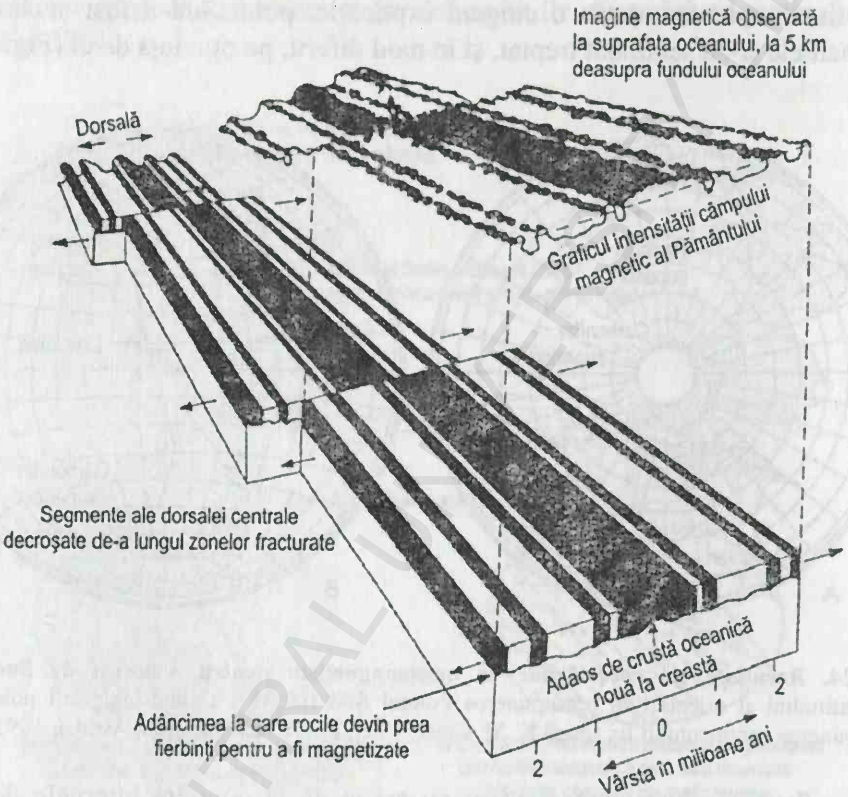


Fig. 25. Caracterele magnetice ale fundului oceanului şi ale zonelor de la suprafața oceanelor. Observarea unui câmp magnetic puternic la suprafața oceanului corespunde cu rocile eruptive de pe patul oceanului care au fost magnetizate în aceeași direcție cu câmpul terestru actual (ambele marcate cu negru); valorile coborâte ale câmpului corespund unei magnetizări cu sens inversat din rocile de dedesubt (marcate cu alb) (după D. H. şi M. P. Tarling, 1971).

„Punctele fierbinți" ale mantalei şi deriva plăcilor litosferice. Cercetările ultimilor ani au stabilit că anumiți vulcani sunt alimentați cu magmă direct din straturile profunde ale mantalei. Aceste „puncte active fierbinți" sunt relativ imobile, deplasarea plăcilor litosferice situate deasupra lor neavând nici un efect asupra lor. Deoarece canalul magmatic ce duce la suprafață rămâne fix, în timp ce placa litosferică solidă de deasupra se deplasează, punctul fierbinte

continuă să forțeze înaintarea magmei spre suprafață generând noi vulcani care se aliniază în ghirlande (Fig. 26); ultimul dintre aceşti vulcani, cel mai recent, este activ, restul fiind stinşi şi suferind diferite grade de eroziune. De exemplu, vulcanul Manua Loa din arhipelagul Hawaii este activ de circa un milion de ani, în timp ce insulele Midway, ce aparțin aceluiaşi arhipelag şi aflate la o distanță de 2600 km, au apărut pe seama aceluiaşi „punct fierbinte" acum 25 milioane ani. Pe de altă parte, atunci când un „punct fierbinte" se situează perpendicular pe o dorsală oceanică, falia centrală a dorsalei este sediul unei activități vulcanice masive ce poate da naştere la insule chiar foarte mari. Islanda, de exemplu, s-a format la locul de coincidență dintre un „punct fierbinte" şi dorsala medio-atlantică. „Punctele fierbinți" sunt active atât sub scoarța oceanică, cât şi sub scoarța continentală (mai ales în Africa).

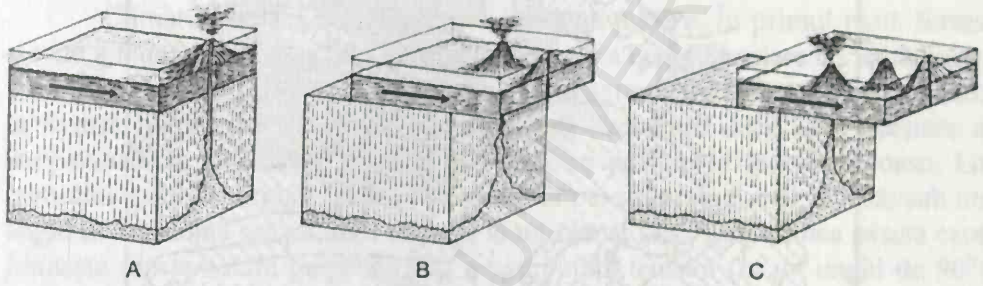


Fig. 26. Confirmarea derivei plăcilor litosferice prin apariția lanțurilor de coşuri vulcanice. Punctele fierbinți ale mantalei, active prin acțiunea curenților de convecție ascendenți, au o poziție fixă; într-un anumit punct al scoarței magma poate erupe, apărând un vulcan activ (A). Deplasarea laterală a plăcii litosferice deasupra punctului activ duce la apariția succesivă de coşuri vulcanice (B şi C); dintre aceşti vulcani ultimul este activ, ceilalți, stinşi, pierzând alimentarea cu magmă din punctul activ imobil al mantalei.

Formarea continentelor

În timp ce actualele oceane au o vechime mai mică de 200 m. a., cele mai vechi roci continentale au vârste de 3,96 miliarde ani (Canada) şi 3,85 miliarde de ani (Groenlanda). Constituirea primei litosfere a avut loc acum circa 4 miliarde de ani prin consolidarea învelişului extern al planetei ca urmare a răcirii acestuia. Primele nuclee continentale apărute se numesc *scuturi*, de exemplu scuturile: Canadian, Baltic, Siberian, African, Brazilian etc. Acestea au fost primele uscaturi. Conform cu teoria tectonicii plăcilor, lanțurile de munți de încrețire apar la marginea plăcilor unde au loc subducții. În fosele care mărginesc astfel de zone se acumulează sedimente, iar în procesul de subducție, sedimentele depuse de pe uscat sunt strivite şi cutate şi înălțate, formând o

catenă la marginea scutului. În acest fel, continentul se extinde. Totodată, prin acumularea topiturii provenită din placa subdusă se dezvoltă un lanț vulcanic la interiorul marginii continentale. Așadar, forma și mărimea continentului se desăvârșește cu material de origine continentală, cel acumulat și cutat în bazinele geosinclinale, dar și cu material nou, vulcanic, provenit din topirea plăcii subduse, la care se adaugă și mase de roci magmatice intruzive pătrunse în crusta continentală (din „vetrele magmatice").

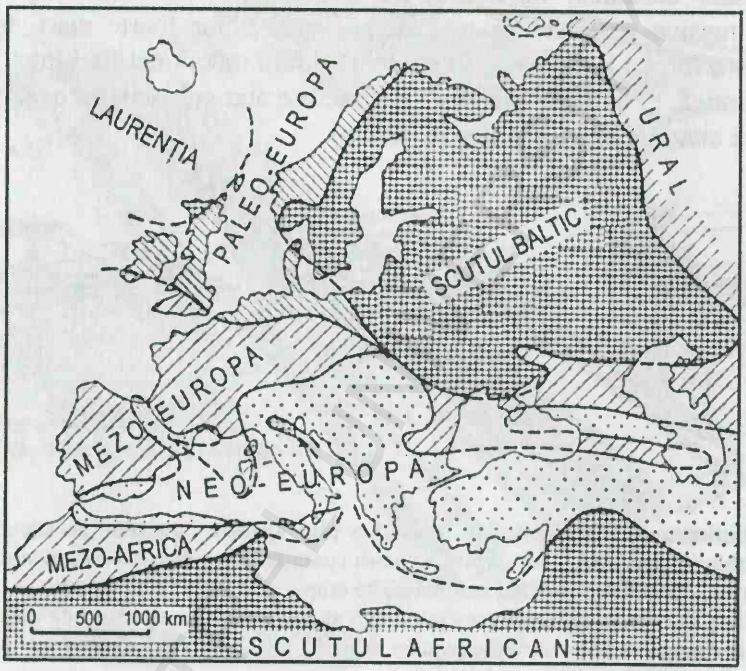


Fig. 27. Formarea continentului Europa prin adăugare succesivă de uscaturi la vechiul Scut Baltic (după M. Bleahu, 1978).

Luăm spre exemplificare formarea, în etape, a continentului Europa (Fig. 27). Primul nucleu al Europei l-a constituit partea ei nordică – scutul Baltic – din Precambrian – Arheo-Europa. În sudul acestui scut a existat, la începutul Paleozoicului, un geosinclinal din care s-a ridicat lanțul muntos caledonian (la sfârșitul Silurianului, acum 400 m.a.) și din care s-a constituit Paleo-Europa. Apoi, în sudul continentului astfel format s-a constituit un alt geosinclinal din care s-a înălțat, acum circa 300 m.a. (Carboniferul superior) lanțul muntos hercinic, care s-a adăugat la continent. A rezultat astfel un uscat mai mare – Mezo-Europa. Din geosinclinalul Tethys, existent în Mesozoic, s-au ridicat, pe parcursul Cretacicului superior și Terțiarului, cei mai tineri munți – Alpii, Dinaricii, Carpații, Caucazul, edificând Neo-Europa.

Clima şi cauzele dereglărilor climatice

Clima unei regiuni este reprezentată de însumarea şi succesiunea factorilor meteorologici – temperatură, precipitaţii, umiditate atmosferică, evaporaţie, strălucire solară, vânt pe o perioadă îndelungată (multianuală), ce caracterizează o anumită zonă de pe suprafaţa Pământului. Clima unei regiuni este determinată de mai mulţi factori, dintre care mai importanţi sunt trei: latitudinea, altitudinea şi aşezarea faţă de mare sau de spaţiul intracontinental.

Influenţa de ansamblu a climei asupra vieţuitoarelor se regăseşte în trăsăturile morfologice şi funcţionale ale speciilor de plante şi animale dintr-o anumită regiune, în modul lor de răspândire pe suprafaţa terestră. Pentru fiecare zonă climatică, plantele şi animalele prezintă o serie de adaptări comune ca urmare a confruntării lor cu aceleaşi probleme ale mediului fizic.

Climatul variază cu latitudinea din două motive. În primul rând, forma sferică a Pământului duce la o distribuţie inegală a energiei solare cu latitudinea. Cu cât unghiul de incidenţă a razelor solare se apropie de 90°, suprafaţa pe care se distribuie energia solară este mai redusă, fapt care duce la o creştere a temperaturii în zona respectivă. Acest fapt se petrece la latitudini joase. La latitudini înalte, energia solară este proiectată pe o suprafaţă mai întinsă, sub un unghi de incidenţă scăzut, fapt ce duce la un climat rece. Latitudinea exactă care primeşte razele solare perpendicular pe suprafaţa terestră (la un unghi de 90°) variază în timpul anului. Ea este la Ecuator în timpul lunii martie şi septembrie, la Tropicul Racului (23,45°N) în iunie, şi la Tropicul Capricornului (23,45°S) în decembrie. Aceste două tropice marchează limitele dincolo de care Soarele nu se află niciodată deasupra capului.

Un al doilea motiv pentru care variază climatul rezultă din modul de mişcare a maselor de aer. Aerul este încălzit deasupra Ecuatorului şi de aceea se ridică (generând o zonă de presiune scăzută) şi se deplasează spre unul din poli. Pe măsură ce se deplasează spre pol, el se răceşte treptat şi creşte în densitate, motiv pentru care începe să coboare, formând o zonă tropicală de înaltă presiune. Aerul din această zonă de înaltă presiune se deplasează spre Ecuator sau spre poli.

Direcţia deplasării maselor de aer este influenţată şi de forţa Coriolis, ce acţionează asupra corpurilor în mişcare. Această forţă este o consecinţă a rotaţiei Pământului de la vest spre est; ea tinde să devieze un corp în mişcare spre dreapta, în Emisfera Nordică, şi spre stânga, în Emisfera Sudică (a se vedea pg. 11).

Distribuţia oceanelor şi a maselor de uscat aduce noi modificări condiţiilor climatice deja arătate. Motivul constă în faptul că apa se încălzeşte şi cedează căldura mai greu decât uscatul şi, ca urmare, schimbul de căldură este

mai încet în zonele maritime, iar umiditatea este aici mai mare. Ariile continentale tind să dezvolte vara un sistem de presiune scăzută, deoarece aerul se încălzeşte mai repede şi se ridică. Iarna situaţia este inversă, ariile continentale devin mai reci decât oceanele deoarece dezvoltă un sistem de înaltă presiune. *Musonul* aduce vara dinspre Oceanul Indian aer umed spre regiunile continentale din Estul Africii şi India; iarna aceste regiuni sunt uscate.

Modelul circulaţiei globale a curenţilor oceanici este, de asemenea, de mare importanţă în determinarea modelelor climatice globale. Căldura acumulată în apele de suprafaţă în regiunile ecuatoriale ale Oceanului Atlantic este transportată de curentul Golfului spre nord-est, spre coastele Islandei şi ale Norvegiei, asigurând un climat mai blând acestor regiuni. Pe măsură ce apa curentului se răceşte devine mai densă şi coboară, inversând sensul de circulaţie şi îndreptându-se spre Atlanticul de Sud. De aici, apele reci şi dense pot circula spre Oceanul Indian sau spre Oceanul Pacific, încălzindu-se. O dată încălzite, apele mai puţin dense se ridică, şi deplasându-se la suprafaţă se întorc în Oceanul Atlantic. Acest sistem circulant oceanic asigură dispersarea unei importante părţi din căldura acumulată în zona tropicală spre latitudini mai mari, în particular pe coastele nord-estice ale Atlanticului. Fără Curentul Golfului, clima ar fi mult mai rece la latitudinile mari ale Atlanticului. De exemplu, efectul modului de distribuire a căldurii oceanice asupra biomurilor este reflectat de faptul că pădurea de conifere se întinde la latitudini mult mai mari în Scandinavia decât în Alaska.

Rolul circulaţiei oceanice asupra climei are o importanţă capitală. Una dintre trăsăturile cele mai importante ale episoadelor glaciare din istoria recentă a Pământului a fost blocarea sistemului de circulaţie a căldurii oceanice.

Pe lângă efectul de încălzire sau de răcire pe care îl au întinderile de uscat şi curenţii oceanici, clima este de asemenea influenţată şi de altitudine. În medie, temperatura aerului coboară cu 0,6°C la fiecare 100 m creştere în înălţime, dar acest lucru variază considerabil cu unele condiţii locale cum ar fi gradul de înclinare al pantei sau expunerea la vânt. Din cauza faptului că temperatura tinde să scadă cu altitudinea, organismele care vieţuiesc în munţii înalţi tropicali sau subtropicali, precum Himalaya, pot fi mult mai asemănătoare celor din regiunile reci decât celor din regiunile apropiate, înconjurătoare. Totuşi, deşi temperatura scade pe măsură ce creşte altitudinea în munţi, alte condiţii de mediu nu reflectă exact pe cele găsite la latitudini înalte. De exemplu, variaţiile sezoniere ale lungimii zilei la latitudini înalte, unde se dezvoltă tundra, nu se regăsesc în regiunile alpine ale munţilor tropicali. De asemenea, gradul înalt de insolaţie ce rezultă din unghiul înalt sub care cad razele soarelui produce fluctuaţii diurne ale temperaturii care nu se înregistrează în regiunile de tundră.

În consecință, zonarea altitudinală a plantelor și animalelor nu reflectă cu precizie zonarea latitudinală globală. De asemenea, rasele arctice și alpine ale unei singure specii adesea diferă în trăsăturile lor fiziologice ca o consecință a acestor diferențe climatice.

Pentru reconstituirea paleoclimei există trei categorii de *indicatori paleoclimatici*: 1. *paleontologici* (pe baza studiul fosilelor și al cerințelor lor climatice, prin comparație cu speciile actuale), 2. *litogenetici* (prezența anumitor roci, precum evaporitele, cărbunii, bauxitele, calcarele biogene etc.), și 3. *morfologici* (terasele râurilor, depuneri glaciare, circuri și văi glaciare etc.). Cu ajutorul acestor indicatori se pot evidenția anumite particularități climatice, dar nu și cauzele dereglărilor climatice din diferite perioade geologice.

Dereglările climatice

În decursul timpurilor geologice menținerea constantă a parametrilor climatici (temperatură, umiditate, vânturi etc.) a avut o influență majoră în evoluția viețuitoarelor. Variația acestor parametri climatici (Fig. 28) și marile dereglări climatice au creat noi condiții de supraviețuire și, în final, de evoluție. Dereglările climatice cu cele mai pregnante urme în evoluția geologică și biologică a Pământului au fost *glaciațiunile.*

Perioadele glaciare reprezintă evenimente relativ rare în istoria de peste patru miliarde de ani a Pământului. Deși regiunile polare primesc mai puțină energie solară decât cele ecuatoriale, ele beneficiază de un câștig energetic ca urmare a liberei circulații a curenților oceanici. Doar ocazional masele de uscat s-au poziționat în zonele polare sau au obstrucționat mișcarea apelor oceanice în zonele de latitudine mare. Deplasarea Antarctidei în zona Polului Sud a determinat formarea unei calote glaciare antarctice. Rearanjarea uscaturilor din Emisfera Nordică a fost urmată de izolarea Oceanului Arctic care primește, în consecință, relativ o mică influență a curenților oceanici calzi. Acest fapt a condus la înghețarea sa treptată acum 5-3 m.a. Prezența a două astfel de calote glaciare duce la creșterea albedo-ului (a reflectivității energiei solare) suprafeței Pământului întrucât uscatul ca întreg reflectă aproximativ 40% din energia care „cade" pe suprafața sa, în timp ce o calotă glaciară reflectă aproximativ 80% din energia primită. Formarea a două astfel de calote glaciare a redus așadar semnificativ cantitatea de energie reținută de Pământ. Acestea sunt condițiile pentru a începe o „eră glaciară".

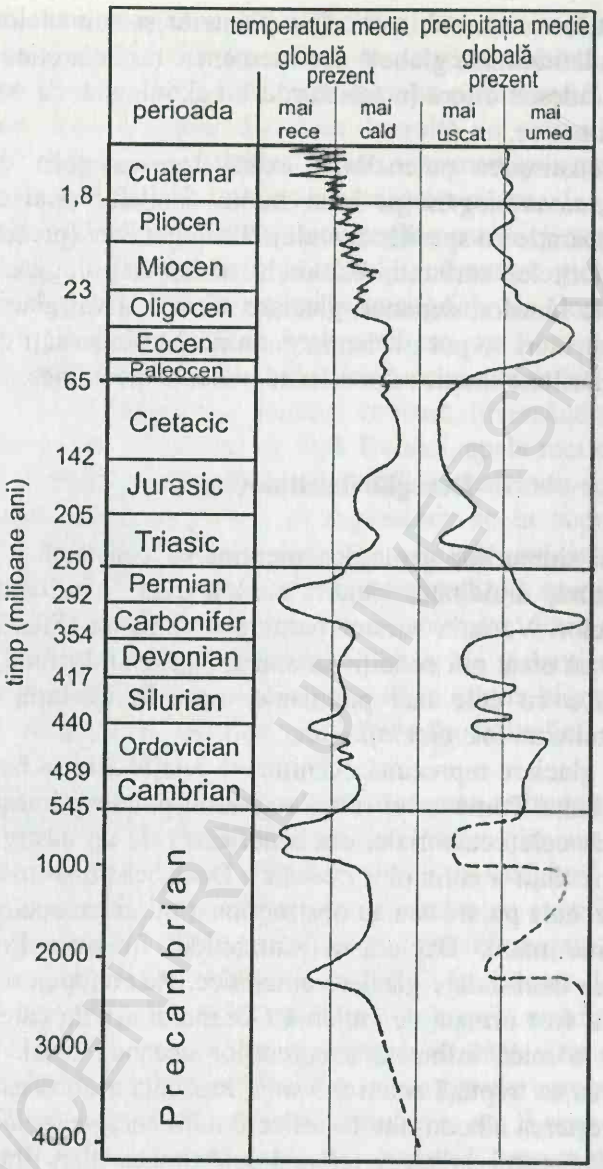


Fig. 28. Variația temperaturii și precipitației medii pe parcursul timpului geologic raportat la prezent (după L. A. Frakes, 1979).

Se cunosc urme de glaciațiuni din Precambrian și până în Cuaternar. Având în vedere translația continentelor, unele urme glaciare se explică prin situarea continentului respectiv în zona polară a Globului. Astfel, glaciațiunile paleozoice sunt asociate în mod evident cu poziția polară a continentelor. În

BCU IAȘI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Ordovician, de exemplu, platoul Sahara era situat în apropierea zonei antarctice a Globului, fiind aşadar normală prezenţa pe teritoriul acestuia a urmelor de tip glaciar. Sunt însă şi indicii care susţin o răcire globală a climei în anumite perioade, concretizată prin scăderea valorilor temperaturilor medii anuale din anumite regiuni, formarea de gheţari montani şi, mai ales, avansarea calotelor polare spre zonele care au avut înainte o climă temperată.

Intensitatea fenomenului glaciar nu a fost identică în cele două emisfere. Dacă luăm în considerare două glaciaţiuni mai bine cunoscute, cea carbonifero-permiană şi cea cuaternară, se constată că ele s-au manifestat mai intens în emisfera care avea mai mult uscat (e drept că pe uscat rămân urme glaciare mai evidente decât în mare). La sfârşitul Paleozoicului ariile continentale erau mai mari în Emisfera Sudică, în timp ce în Cuaternar uscatul este mai întins în Emisfera Nordică. Nu se cunosc însă cu certitudine cauzele care determină, la anumite intervale de timp (se vorbeşte şi de o ciclicitate), intrarea planetei într-o eră glaciară.

Cauzele glaciaţiunilor

Cauzele glaciaţiunilor constituie încă o problemă de rezolvat pentru specialişti. Scăderea temperaturii globale poate fi cauzată de factori extratereştri (astronomici) şi/sau de factori tereştri. O problemă care trebuie explicată este de ce „era glaciară" nu a fost o perioadă de frig continuu, ci a constat într-o secvenţă de faze alternante, reci şi calde. O propunere care încearcă să explice acest model de manifestare a fenomenului glaciar a fost lansată în 1924 de fizicianul sârb Milutin Milancovich şi a fost mai recent larg acceptată de climatologi, fiind cunoscută ca „teoria astronomică a climatelor".

Factori extratereştri

Factorii extratereştri care ar putea declanşa fenomenul glaciar ţin de două categorii: 1. variaţii în aranjamentele orbitale ale Pământului („teoria astronomică a climatelor") şi 2. oscilaţiile periodice în intensitate ale radiaţiei solare.

1. Teoria astronomică a climatelor. Dintre factorii extratereştri ai fenomenului glaciar, cei mai importanţi sunt cuprinşi în teoria astronomică a climatelor elaborată de Milutin Milancovich. Conform acestei teorii, variaţiile diferiţilor parametri orbitali care produc modificări ale insolaţiei primite de Pământ stau la originea ciclurilor climatice glaciare. Perioadele glaciare corespund astfel celor în care marile arii continentale aflate la latitudini ridicate primesc un minimum de radiaţie solară în timpul verii, ceea ce este insuficient

pentru a produce topirea zăpezilor acumulate în timpul iernii. Creşterea albedoului, apărută în consecinţă, şi amplificarea procesului de acumulare a gheţii conduce progresiv la extinderea calotelor glaciare. Calculul distribuţiei sezoniere şi geografice a insolaţiei în mecanismul imaginat de Milancovich depinde, în principal, de trei parametri orbitali:

- *excentricitatea orbitei terestre*, care este o măsură a gradului de alungire a acestei elipse;
- *oblicitatea axei de rotaţie* a Pământului (înclinarea axei Pământului în raport cu planul orbitei sale);
- *precesia axei de rotaţie,* care defineşte poziţia Pământului pe orbita sa la echinocţii.

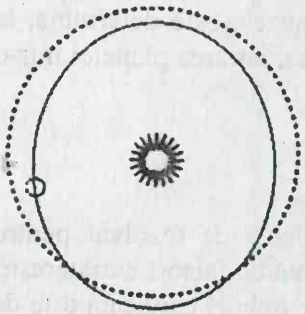


Fig. 29. Variaţia excentricităţii orbitei terestre (cicluri de 100000 şi 400000 ani).

Mişcarea Pământului în jurul Soarelui variază în cursul timpului datorită interacţiunilor între planeta noastră şi corpurile astrale cele mai apropiate (Soarele, Luna şi planetele principale ale sistemului solar). Astfel, forma orbitei terestre variază de la cea a unei elipse la un cerc aproape perfect, la perioade de 100000 de ani (A. L. Berger, 1983 vorbeşte şi de un ciclu de 400000 de ani) (Fig. 29). Această variaţie a excentricităţii orbitei terestre, cu modificarea distanţei medii anuale dintre Soare şi Pământ, modifică valorile insolaţiei primite de Pământ. Când orbita este relativ circulară aportul energetic primit de Pământ de la Soare va fi mult mai uniform pe durata unui an; atunci când orbita este accentuat eliptică, va fi mult mai pronunţat contrastul dintre aportul energetic primit în timpul iernii şi al verii.

O a doua sursă de variaţie a cantităţii de energie primită de Pământ este dată de înclinaţia axei de rotaţie a Pământului în raport cu planul eclipticii, numită *oblicitate*. Această înclinaţie variază între 21,5 şi 23,5° (22-25° după alte surse; în prezent axa de rotaţie este înclinată la 23,5°) şi se modifică la intervale de 41000 ani (Fig. 30). Atunci când înclinaţia este maximală, zonele polare primesc o insolaţie mai puternică, ceea ce conduce la un contrast sezonier marcat, caracteristic perioadelor interglaciare, cu gheaţă puţină la latitudinile înalte.

În sfârşit, Pământul nefiind perfect sferic, din cauza rotaţiei sale şi a forţei centrifuge, axa de rotaţie terestră oscilează asemenea unui titirez sub acţiunea atracţiei gravitaţionale a Lunii, Soarelui şi a planetelor. Deoarece mişcarea conică a axei Pământului se realizează în sens invers revoluţiei

Pământului în lungul orbitei, după fiecare tur de revoluție Pământul ajunge în poziția de echinocțiu puțin mai devreme – fenomen numit *precesia echinocțiilor* (Fig. 31).

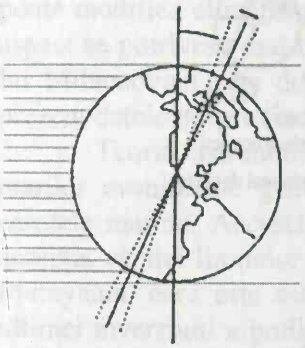


Fig. 30. Variația oblicității axei de rotație (ciclu de 41000 ani).

La această precesie axială se adaugă o rotație a orbitei terestre în jurul Soarelui ce rezultă din perturbarea traiectoriei terestre sub influența planetelor. Combinarea acestor două mișcări conduce la faptul că momentul în care Polul Nord se îndreaptă spre Soare variază de la an la an și nu corespunde întotdeauna aceleiași poziții pe orbita terestră. Dacă astăzi Pământul este depărtat de Soare în iulie și apropiat în decembrie, acum 11000 de ani, la sfârșitul ultimei faze glaciare, situația era inversă. Prin urmare, o iarnă în Emisfera Nordică cu Soarele mai departe, ca acum 11000 de ani, este mai rece decât o iarnă cu Soarele mai aproape, ca în prezent (Fig. 31). Efectele însumate ale acestor diferențe de insolație pot duce în timp la modificări climatice globale. Variațiile de insolație care rezultă din precesia echinocțiilor prezintă o dublă periodicitate, de 23000 și 19000 de ani (17000-22000 ani după alte surse).

Toate aceste cicluri influențează independent și împreună intensitatea energiei solare primite de Pământ, producând cicluri de încălzire și de răcire predictibile. Succesiunea verilor reci și creșterea duratei iernii ar avea drept consecință păstrarea unui strat de zăpadă la sol care ar duce la mărirea *albedo-ului* (puterea de reflectare a radiației solare de către zăpadă, exprimată prin raportul dintre radiația reflectată și cea incidentă). Treptat, prin conexiune inversă pozitivă, creșterea albedo-ului determină o scădere în continuare a temperaturii, fapt care va duce la creșterea stratului de gheață și extinderea calotelor glaciare.

Bine primite la început, lucrările lui Milancovich au fost ulterior căzute în discreditare. Cercetarea chimismului sedimentelor oceanice a permis verificarea periodicității ciclice a temperaturilor oceanice din trecut presupuse de teoria lui Milancovich. În 1976 Jim Hays, John Imbrie și Nick Shackleton au confirmat că cele trei perioade estimate de Milancovich, 100000, 40000 și 21000 de ani pot fi detectate în sedimente. La începutul anilor 1980, analiza spectrală a înregistrărilor izotopice pentru ultimele 500000 de ani a pus în evidență periodicități de 100000, 43000, 24000 și 19000 de ani, care pot fi direct legate de perioadele astronomice descrise anterior.

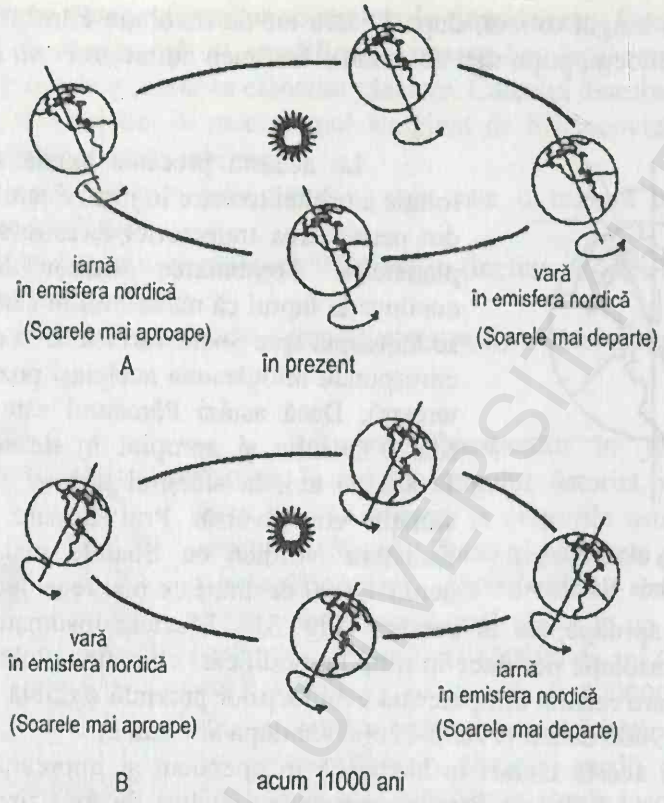


Fig. 31. Precesia echinocțiilor (cicluri de 19000 și 23000 ani). A – în prezent; B – acum 11000 ani (explicații în text).

Modelul lui Milancovich a fost apoi confirmat prin studiul unor sedimente cu vechimi de până la opt milioane de ani dar s-a detectat o schimbare importantă în efectele celor trei perioade. Ritmul variațiilor climatice se pare că se schimbă în cursul timpului și că parametrul orbital preponderent asupra climatului variază. Acum 2,8 m.a. periodicitățile dominante de 23000 și 19000 de ani pot fi legate de precesia echinocțiilor. Între 2,8 și 0,9 m.a. BP (engl. *before present* – înainte de prezent) trecerea la un ritm climatic dominat de o periodicitate de 41000 de ani, legat de variațiile de oblicitate terestră, a dus la dezvoltarea fazelor glaciare. În sfârșit, pentru ultimii 900000 de ani există o periodicitate de 100000 de ani, legată de variațiile de excentricitate ale orbitei terestre, care domină înregistrarea de variații climatice, cu intensificarea de cicluri glaciare și interglaciare.

Dacă acum opt milioane de ani efectele ciclului de 100000 de ani au fost foarte slabe, în ultimii două milioane de ani acest ciclu a fost foarte puternic și a

dominat secvența de faze glaciare și interglaciare. Există, probabil, factori suplimentari care să amplifice acest ciclu în timpuri mai recente. O posibilă explicație a intensificării efectelor acestui ciclu de 100000 de ani este legată de masele de gheață. Masa de gheață crește încet și descrește relativ repede, fapt ce poate modifica climatul global. Modele computerizate ce au ținut cont de acest aspect se potrivesc mai bine cu datele de observație. Testarea detaliată a teoriei lui Milancovich este dependentă, bineînțeles, de date bine înregistrate iar în prezent datele despre fluctuațiile climatice din Pleistocen sunt încă insuficiente.

Teoria astronomică a climatelor a permis astfel recalcularea vârstei marilor evenimente geologice și izotopice din Plio-Pleistocen înregistrate în carotele marine. Această calibrare astronomică a permis în cursul anilor 1990 corecția vârstei limitelor magnetostratigrafice și, în special, a limitei Brunhnes-Matuyama, care este astfel trecută de la 730000 la 780000 de ani BP (data ultimei inversiuni a polilor magnetici ai Pământului), vârstă confirmată apoi de noile studii geocronologice.

2. Oscilațiile periodice ale intensității radiației solare. G. Simpson (1930-1940) a încercat să explice oscilațiile climatice cuaternare prin variația intensității radiației solare. O creștere a radiației ar provoca, la început, o încălzire climatică, dar intensificarea convecției ar fi dus la o creștere a cantității de precipitații și implicit coborârea limitei zăpezilor perpetue și la declanșarea glaciațiunii. Micșorarea intensității radiației solare ar fi provocat un proces invers. Steiner și Grillmoir (1973) au presupus că Soarele, în drumul său prin Galaxie, străbate periodic nori de materie ce pot duce la slăbirea radiației solare ajunsă pe Pământ.

Factori tereștri

Factorii tereștri care ar putea fi răspunzători de producerea glaciațiunilor sunt foarte complecși deoarece se găsesc într-o strânsă relație cu unii cu alții, au efecte cumulative, și, ca urmare, sunt greu de apreciat fiecare separat. Vom delimita lua în considerare trei categorii de factori: 1. efectul de seră; 2. modificarea poziției continentelor și a circulației curenților oceanici; 3. raportul dintre ocean și uscat; 4. vulcanismul.

1. Efectul de seră. Un factor care complică elucidarea cauzelor schimbărilor climatice este *variația temperaturii*, care poate induce în circuitul global al carbonului schimbări cu efecte feedback. Importanța acestui proces a fost evidențiată prin măsurătorile directe asupra atmosferei din trecut prin analiza bulelor de gaz prinse în calota glaciară din Groenlanda. S-a constatat că, în timpul ultimului interglaciar, dioxidul de carbon și metanul erau la un nivel

asemănător cu cel din actualul postglaciar şi că în timpul fazelor glaciare nivelul acestor gaze era mai scăzut.

O încălzire a climatului poate fi însoţită de o creştere a cantităţii de dioxid de carbon şi de metan în atmosferă, ambele gaze fiind asociate cu activitatea organismelor. Dioxidul de carbon este produs prin activitatea respiratorie a animalelor şi se poate anticipa creşterea cantităţii acestuia în perioadele interglaciare. Oceanul acţionează, de asemenea, ca un rezervor important de carbon, iar creşterea nivelului dioxidului de carbon în atmosferă poate fi legată de un comportament diferit al proceselor de amestec oceanice în fazele glaciare şi cele interglaciare.

Metanul este produs prin descompunerea parţială a materiei organice în mediile umede, de animalele rumegătoare şi de termite în cantităţi semnificative, astfel că se aşteaptă să crească în cantitate în perioadele calde. Ambele gaze, dioxidul de carbon şi metanul, au o mare capacitate de absorbţie a radiaţiilor infraroşii reflectate în spaţiu de suprafaţa Pământului, contribuind astfel la creşterea *efectului de seră*. Rezultatul acestor procese este că perioadele calde generează dioxid de carbon şi metan, iar prezenţa acestor gaze în atmosferă duce la creşterea şi mai mare a temperaturii globale printr-un feedback pozitiv, amplificând în continuare fluctuaţiile temperaturii.

Efectul de seră. Radiaţia solară care ajunge la Pământ (în special raze ultraviolete) încălzeşte suprafaţa planetei, iar o parte din această radiaţie este reflectată în spaţiul cosmic, sub formă de raze infraroşii, trecând prin stratul atmosferic. La trecerea prin stratul atmosferic, o parte din razele infraroşii sunt reproiectate spre suprafaţa planetei de unele componente chimice care formează un ecran reflectorizant în troposferă, la 10 km înălţime, cum ar fi dioxidul de carbon, metanul, cloro-fluoro-carburi, oxidul de azot şi altele, aducând un surplus de energie termică atmosferei. Atunci când creşte cantitatea acestor compuşi („gaze de seră"), în special a dioxidului de carbon, se produce o supraîncălzire la nivelul suprafeţei Pământului cunoscută sub numele de *efect de seră*. Consecinţele globale, în serie, ale efectului de seră sunt: aridizarea unor suprafeţe continentale, topirea gheţurilor polare, creşterea nivelului oceanic urmat de inundaţii. În ultima jumătate de secol efectul de seră a crescut ca urmare a activităţilor umane.

Fluctuaţiile dioxidului de carbon atmosferic ar putea induce anumite modificări anatomice ale plantelor. Astfel, în condiţiile unei creşteri a cantităţii de dioxid de carbon atmosferic poate scădea numărul de stomate, prin care acest gaz pătrunde în parenchimul foliar.

Ian Woodward de la Universitatea Sheffield din Marea Britanie (1987) a demonstrat că densitatea stomatelor la plante s-a schimbat în paralel cu schimbările concentraţiei dioxidului de carbon în ultimul secol. Jenny McElwain (1998) a mers mai departe cercetând densitatea stomatelor la plante fosile. Ea a găsit o strânsă legătură între densitatea stomatelor şi nivelurile presupuse ale dioxidului de carbon în trecutul îndepărtat, astfel că această metodă este destul de riguroasă pentru reconstituirile paleoclimatice pe termen mai lung.

Oscilația cantității de dioxid de carbon în cursul timpurilor geologice a fost determinată de gradul de dezvoltare a vegetației, de intensitatea manifestărilor vulcanice, care reprezintă o sursă importantă de gaze și particule ce pot întreține efectul de seră, de intensitatea proceselor magmatice din rifturi (de unde se degajă mari cantități de dioxid de carbon), de impactul cu meteoriți sau asteroizi și, în prezent, de activitatea tehnologică umană.

2. Modificarea poziției continentelor și a circulației curenților oceanici. O altă explicație a fenomenului glaciar, bazată pe factori terestri, pornește de la legătura dintre concentrația dioxidului de carbon din atmosferă, distribuția maselor de uscat din cele două emisfere și circulația curenților oceanici. Wallace S. Broecker (1990) de la Universitatea Columbia a scos în evidență importanța circulației curenților oceanici, cuplată cu circulația curenților atmosferici, pentru a explica rapiditatea unor schimbări climatice din Pleistocen. Teoria sa nu o contrazice pe cea a lui Milancovich, ci o completează. Cea mai mare parte din căldura Atlanticului de Nord este adusă de ape foarte sărate care înaintează spre nord la adâncimea medie de aproximativ 800 m. Acest curent redistribuie efectiv căldura tropicală în zonele de latitudine mare. Broecker estimează că acest aport de energie în interiorul regiunii Atlanticului de Nord este echivalentul a 30% din aportul energetic solar anual al regiunii. Dovezi fosile indică faptul că acest curent oceanic a încetat să aducă acest aport energetic Atlanticul de Nord în timpul fazelor glaciare, ducând la extinderea calotelor glaciare.

Creșterea temperaturii aerului, ca urmare a efectului de seră, ce duce la topirea ghețurilor circumpolare, produce o îndulcire locală a apelor oceanice (implicit o scădere a densității apelor) și o răcire a apelor de suprafață. Scăderea salinității apelor se produce și ca urmare a amplificării ploilor, prin creșterea evaporației apei oceanice la Ecuator, determinată de efectul de seră crescut.

Se știe că circulația curenților oceanici calzi (cum este Curentul Golfului din Oceanul Atlantic) are loc atât timp cât există o stratificație de ape calde, la suprafață, și ape reci, la adâncime. În Emisfera Nordică, glaciațiunea pleistocenă s-ar fi instalat prin oprirea, în mai multe rânduri, a circulației Curentului cald al Golfului. În prezent, datorită Curentului Golfului, coastele insulelor Britanice și ale Scandinaviei au temperaturi medii mult mai ridicate decât cele situate la aceleași latitudini pe coasta vestică a Atlanticului (Peninsula Labrador, sudul Groenlandei).

În Pleistocen, apele calde ale Curentului Golfului s-ar fi răcit la latitudini mai mici, ca urmare a răcirii apelor Atlanticului de Nord (din cauza topirii ghețurilor arctice); aceste ape având o densitate mai scăzută ca de obicei, datorită îndulcirii lor, nu s-a mai format un curent descendent care să asigure circulația apelor în sens invers, spre sud, deasupra fundului oceanului. În aceste

condiții, înaintarea Curentului Golfului a încetat, fapt care a permis răcirea generalizată a atmosferei şi extinderea gheţurilor polare. Formarea unui strat de gheață deasupra oceanului a dus, ulterior, la creşterea salinității apei deoarece în gheață nu pătrunde decât apa dulce.

Răcirea apelor pe suprafețe întinse ale oceanului într-o perioadă glaciară duce la creşterea cantității de dioxid de carbon solubilizată în apa oceanului (dioxidul de carbon se solubilizează mai bine în apa rece decât în cea caldă) şi, implicit, la reducerea efectului de seră, ceea ce explică temperaturile mai scăzute. Cum creşte din nou efectul de seră şi cum se trece la o nouă perioadă de încălzire? Şi acum rolul esențial îl are dinamica dioxidului de carbon în ocean şi atmosferă. În perioada glaciară, apa rece ajunge la saturație în dioxid de carbon şi nu mai poate absorbi din atmosferă cantități suplimentare ale acestui gaz. În consecință, începe să crească cantitatea de dioxid de carbon din atmosferă, ceea ce duce la creşterea efectului de seră şi la creşterea globală a temperaturii; acum apele se încălzesc, calotele glaciare se retrag spre zonele polare şi glaciațiunea se încheie.

O altă posibilă cauză a privării Atlanticului de Nord de apele calde ale Curentului Golfului o reprezintă scufundarea Istmului Panama. În acest caz, Curentul Golfului ar fi putut trece în Oceanul Pacific iar răcirea apelor nord-atlantice ar fi putut iniția un fenomen glaciar. O serie de sedimente cu faună marină de pe traseul Canalului Panama dovedesc faptul că istmul a fost submers, dar unii autori au respins ideea că numai dispariția Curentului Golfului din Atlantic ar fi fost capabilă de declanşarea glaciațiunii cuaternare.

Altă ipoteză cu privire la modificarea circulației Curentului Golfului consideră că înălțarea dorsalei Thomson, dintre Islanda şi Marea Britanie, ar fi împiedicat pătrunderea apelor calde ale Curentului Golfului în Marea Norvegiei, declanşând, treptat, un proces de răcire climatică. Coborârea apoi a dorsalei Thompson ar fi permis o reîncălzire a climei, prin pătrunderea apelor calde spre Oceanul Înghețat de Nord. Mişcări oscilatorii ale scoarței în nord-estul Atlanticului ar fi stat la originea alternanței fazelor glaciare şi interglaciare.

3. Raportul dintre ocean şi uscat. În perioadele cu nivelul mării scăzut, continentele îşi măresc suprafața uscată, climatul devine mai sezonier şi probabil, clima globală tinde să se răcească. Acest lucru se explică prin faptul că uscatul reflectă mai multă energie solară în spațiu decât oceanele care o absorb. De asemenea, uscatul permite creşterea permanentă a calotelor glaciare, care fiind albe reflectă şi mai multă energie în spațiu. Prin urmare, formarea gheții pe continente duce la scăderea şi mai avansată a nivelului mării, rezultând mai mult uscat, care răceşte Pământul, formând mai multă gheață şi aşa mai departe. Principiul este următorul: odată ce Pământul începe să se răcească (sau să se încălzească) se instalează un mecanism de conexiune inversă pozitivă care

accentuează procesul început. La sfârşitul Neozoicului, Pământul a început să se răcească. S-au format calote glaciare în Antarctida şi apoi Emisfera Nordică. În ultimii 5 milioane de ani Pământul a cunoscut o mare glaciaţiune.

Simplificând raţionamentul, rezultă că în perioade de mari coliziuni ale plăcilor continentale, când nivelul mării scade şi suprafaţa uscată creşte, climatul va începe să se răcească (Paleozoic superior, Emisfera Sudică; Neozoic, Emisfera Nordică); în perioade de scindări continentale, nivelul mării creşte, apa absoarbe mai multă energie solară, şi climatul va începe să se încălzească (Mesozoic).

Factorii geologici (tectonici) sunt în directă legătură cu ceilalţi factori tereştri şi anume atmosfera şi oceanul. Astfel, în timpul ultimilor 150 ani omenirea a crescut concentraţia în atmosferă a gazelor de seră, mai ales a dioxidului de carbon. În consecinţă, clima Globului s-a încălzit. Pe măsură ce clima se încălzeşte, gheaţa polară se va topi şi nivelul mării va creşte. Suprafaţa uscatului va scădea, fiind reflectată în spaţiu şi mai puţină energie. Această încălzire suplimentară va topi mai multă gheaţă şi marea va continua să intre peste continente, ceea ce va duce la o încălzire şi mai mare a climei. Este probabil ca această încălzire globală să declanşeze un mecanism de conexiune inversă pozitivă prin care clima va realiza o mare încălzire comparabilă cu cea din Mesozoic. Singura întrebare este cât va dura această încălzire?

4. Vulcanismul. O altă posibilă cauză a fenomenului glaciar o reprezintă erupţiile vulcanice masive (Bray, 1976). Există anumite dovezi ce indică o corelaţie între intensificarea fenomenului glaciar şi perioadele de intensă activitate vulcanică în timpul ultimilor 42000 de ani în Noua Zeelandă, Japonia, şi America de Sud. Erupţiile vulcanice produc mari cantităţi de praf care se ridică la înălţime mare. Acest fapt duce la reducerea cantităţii de energie solară care ajunge pe suprafaţa Pământului şi, totodată, particulele de praf constituie nuclee pe care condensează vaporii de apă, ducând la creşterea precipitaţiilor. Ambele efecte favorizează dezvoltarea gheţii.

Cenuşile vulcanice fine, cu diametrul de 1-2 microni, reflectă o parte din radiaţia solară în spaţiul cosmic, lăsând în schimb să treacă în spaţiu radiaţiile infraroşii, cu o lungime de undă mai mare, astfel încât se ajunge la o scădere a temperaturii în atmosferă. Totuşi, aceste cenuşi nu pot declanşa o glaciaţiune şi nu pot explica alternanţa fazelor glaciare din Cuaternar, deoarece nu se cunoaşte o asemenea ritmicitate a vulcanismului.

Concluzii. Trăgând o concluzie generală asupra celor prezentate mai sus, se poate spune că la originea dereglărilor climatice se află acţiunea, diferit combinată, a mai multor factori precum: activitatea Soarelui, mişcările Pământului, atmosfera, oceanul, vulcanismul şi biosfera. În tot acest sistem, factorul cel mai puţin previzibil este oceanul deoarece este greu de apreciat în ce măsură

modificările produse în atmosferă au corespondent în ocean şi, totodată, pe fundul oceanului se găsesc cele mai intense activităţi magmatice de suprafaţă, care produc cantităţi importante de gaze. Acesta este un motiv pentru care teoria lui Milancovich, ce oferă o explicaţie pentru producerea unei glaciaţiuni în general, nu poate explica apariţiile concrete, la intervale inegale şi cu intensităţi diferite, ale fenomenelor glaciare în istoria Pământului.

Stratigrafia izotopică şi paleoclima

Oxigenul prezintă doi izotopi naturali stabili, ^{16}O şi ^{18}O, care reprezintă respectiv aproximativ 99,76% şi 0,2% din tot oxigenul planetei. La începutul anilor 1950 geochimistul şi micropaleontologul Cesare Emiliani a constatat că raportul dintre aceşti izotopi variază în cochiliile unor microorganisme marine precum foraminiferele în funcţie de vârsta lor. De asemenea, s-a dovedit că proporţia dintre cei doi izotopi, prezenţi în mod natural în apă, în gheaţă şi în cochiliile organismelor marine sau continentale care trăiesc în apă, variază în principal în funcţie de cantitatea de gheaţă reţinută pe continente; această variaţie a proporţiei dintre cei doi izotopi ai oxigenului are loc sensibil identic în orice punct al oceanului. Explicaţia acestor variaţii este următoarea: atunci când norii se formează deasupra oceanului, vaporii de apă care-i compun vor fi mai bogaţi în izotopul mai „uşor", ^{16}O, care intră în alcătuirea apei de mare. Această îmbogăţire relativă în ^{16}O va creşte o dată cu transportul vaporilor spre continente şi condensarea lor, când va precipita o parte din apa cu ^{18}O conţinut în ea.

În timpul unei perioade glaciare, o parte din apele de precipitaţie rămânând blocată pe continente sub formă de gheaţă, raportul $^{16}O/^{18}O$ din oceane scade. Din contra, în timpul unei perioade interglaciare, topirea calotelor glaciare determină întoarcerea în ocean a acestor mase de apă „uşoară" şi o creştere a raportului $^{16}O/^{18}O$ (Fig. 32). Organismele marine precum foraminiferele planctonice înregistrează în cochiliile lor valoarea acestui raport existent în apa de mare în momentul vieţuirii lor. În consecinţă, se poate retrasa evoluţia maselor de gheaţă continentală, pornind de la conţinutul de ^{16}O şi ^{18}O din cochiliile fosile de vârste diferite.

Raportul $^{16}O/^{18}O$ a variat în mod considerabil în trecut după o succesiune alternativă de perioade mai mult sau mai puţin lungi, glaciare şi interglaciare. Limitele acestor perioade sunt astăzi bine stabilite cronologic prin raportare la datele radiometrice şi a celor astronomice de calibrare. Aceste perioade sunt numerotate plecând din Actual (stadiul izotopic 1), numerele pare şi impare corespunzând respectiv perioadelor reci şi celor temperate sau calde.

Schema stratigrafiei alpine definită la începutul secolului al XX-lea de Penk şi Brükner s-a dovedit astfel caducă, perioadele glaciare fiind mult mai

numeroase decât cele patru perioade recunoscute inițial de cei doi cercetători austrieci. În cursul celor 900000 de ani s-au succedat 9 faze glaciare și 10 faze interglaciare, toate subdivizate în subcicluri (Fig. 33). Înregistrarea izotopică acoperă astăzi ultimele 5 milioane de ani. Înregistrarea globală a acestor variații izotopice de origine climatică permite replasarea a numeroase depozite paleontologice și arheologice în același cadru cronostratigrafic valabil în orice punct al planetei noastre.

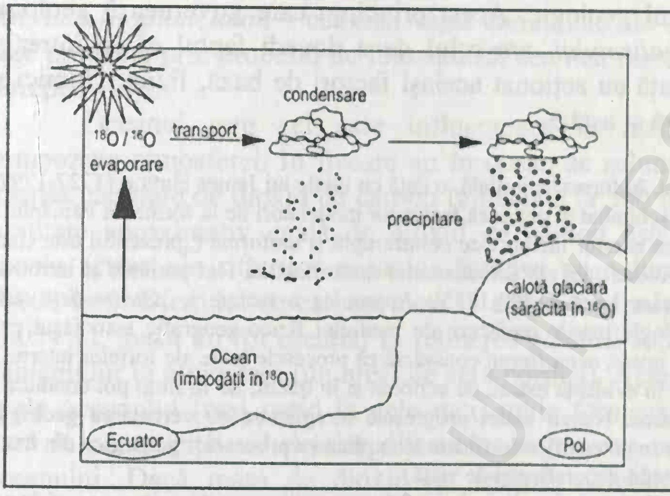


Fig. 32. Variația raportului $^{16}O/^{18}O$ în apa oceanică și în calotele glaciare în timpul unei perioade glaciare (explicații în text).

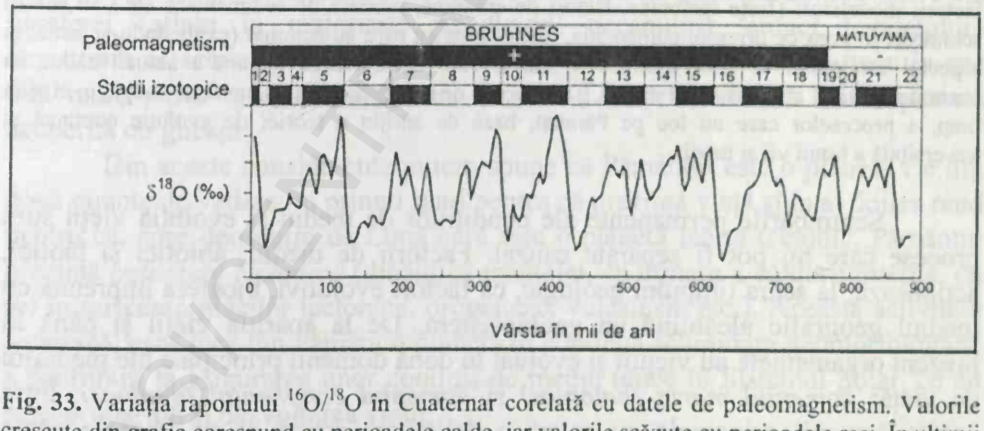


Fig. 33. Variația raportului $^{16}O/^{18}O$ în Cuaternar corelată cu datele de paleomagnetism. Valorile crescute din grafic corespund cu perioadele calde, iar valorile scăzute cu perioadele reci. În ultimii 900000 ani s-au succedat nouă faze glaciare și zece faze interglaciare. Benzile negre – polaritate normală; benzile albe – polaritate inversată (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

Domenii ale mediului de viață

Spațiul în care acționează, la un moment dat, totalitatea factorilor abiotici și biotici asupra organismelor reprezintă *mediul de viață*. Organismele din trecutul geologic, ca și cele actuale, au suportat acțiunea directă a diferitelor condiții de mediu. Cunoașterea elementelor de bază ale mediului de viață actual constituie un punct de plecare esențial în reconstituirea condițiilor de mediu ale viețuitoarelor din trecutul geologic. Acest principiu care guvernează geologia modernă, numit al *actualismului,* are rolul de a dovedi faptul că în întreaga istorie a mediului de viață au acționat aceiași factori de bază, fizici, chimici și geologici, care acționează și astăzi.

Actualismul a apărut, în forma sa inițială, o dată cu ideile lui James Hutton (1727-1797), care susținea că nimic nu s-a schimbat în acțiunea factorilor modelatori de la formarea Pământului și până în prezent, iar acțiunea acestor factori este neîntreruptă și uniformă („prezentul este cheia trecutului" spunea Hutton). Aceste idei ale actualismului uniformist au fost preluate și introduse într-o teorie unitară de Charles Lyell (1797-1875). Apărut ca o reacție la *catastrofism*, care considera că în trecutul geologic marile prefaceri ale mediului fizico-geografic s-au făcut prin episoade catastrofice apărute brusc, *actualismul* consideră că procesele lente ale forțelor interne și externe ale Pământului, puse în evidență astăzi, au acționat și în trecut, iar în timp pot conduce la mari prefaceri fizico-geografice. Numai astfel progresele înregistrate de cercetarea geologică modernă asupra scoarței terestre puteau fi valorificate în explicarea proceselor geologice din trecut și în reconstituirea vechilor medii geografice și de viață.

Ca orice principiu relativist, actualismul și-a adus propriile corecții prin aceea că însuși factorii modelatori (forțe tectonice, factori de eroziune, procese de sedimentare etc.) au suferit schimbări în ceea ce privește compoziția, intensitatea cu care au acționat (explicându-se astfel și aspectul catastrofic al unor evenimente din trecut). Semnificația majoră a actualismului, în contextul general al dezvoltării științei, a fost aceea de a dovedi unitatea, nu doar în spațiu, ci și în timp, a proceselor care au loc pe Pământ, bază de sprijin a teoriei de evoluție continuă și ireversibilă a lumii vii și nevii.

Schimbările permanente ale condițiilor de mediu și evoluția vieții sunt procese care nu pot fi separate cauzal. Factorii de mediu, abiotici și biotici, acționează, la scara timpului geologic, ca factori evolutivi, biosfera împreună cu mediul geografic alcătuind un geobiosistem. De la apariția vieții și până în prezent organismele au viețuit și evoluat în două domenii principale ale mediului de viață: *domeniul marin (halobios)* și *domeniul continental (geobios)*. Între aceste domenii principale nu există o delimitare strictă și ca atare se poate identifica, la zona de contact dintre uscat și mare, și un *domeniu intermediar*.

Domeniul marin

Domeniul marin, considerat a fi leagănul vieții, cuprinde în prezent întreaga masă de apă sărată ce ocupă aproximativ două treimi din suprafața Globului. Oceanul are cel mai important rol în menținerea echilibrată a condițiilor de viață de pe Pământ. Acest mediu, pe lângă importanța sa în apariția și dezvoltarea a numeroase grupe de viețuitoare, prezintă în prezent (și implicit a prezentat și în trecut) un rol capital în echilibrul biosferei. În ocean se dezvoltă *fitoplanctonul* – cea mai vastă comunitate de organisme de pe Pământ care produce, prin procesul de fotosinteză, cea mai mare parte din oxigenul care întreține viața.

Oceanul este cel care influențează în mod benefic pentru viață compoziția atmosferei. În fiecare an în ocean se solubilizează din atmosferă o imensă cantitate de dioxid de carbon (apreciată la 300 de milioane de tone) și o cantitate aproximativ egală de dioxid de carbon este redată atmosferei prin zonele active ale rifturilor oceanice (întinse pe o lungime totală de aproape 40000 km). Dioxidul de carbon, deși se află într-o proporție mică în atmosferă (0,034%), joacă un rol esențial în reținerea căldurii solare iradiată de suprafața Pământului în atmosferă (un efect de seră normal). Acest gaz se solubilizează în apele oceanului (mai rapid în cele reci) unde formează carbonat de calciu ce intră în compoziția scheletelor diferitelor organisme sau se depune pe fundul oceanului. Dacă masa de dioxid de carbon, solubilizată permanent în apa oceanului, nu ar fi redată atmosferei prin emanațiile de gaze din zonele active ale litosferei (aflate în majoritate pe fundul oceanului), atunci temperatura atmosferei ar scădea progresiv și ireversibil, apa din hidrosferă ar trece în cea mai mare parte în stare solidă, iar Pământul s-ar transforma într-o planetă acoperită cu gheață.

Din aceste considerente putem spune că Pământul este o planetă vie din două puncte de vedere: în primul rând pentru că prezintă viață și în al doilea rând pentru că, spre deosebire de Lună care este o planetă inertă tectonic, Pământul prezintă *activitate tectonică* (dinamica mantalei, ca urmare a căldurii interne, cu rol în mișcarea plăcilor tectonice, orogeneze, vulcanism etc.). Această activitate tectonică, care face din Pământ o planetă în continuă schimbare geomorfologică, a contribuit la asigurarea unor condiții de mediu unice în Sistemul Solar, ce au permis apariția și dezvoltarea vieții.

Se consideră că resursele energetice ale Lunii s-au epuizat repede după formarea ei. Încă de acum 3-3,5 de miliarde de ani cea mai mare parte sau aproape întreaga cantitate de uraniu ar fi fost eliminată din profunzimile Lunii la periferia ei, fapt care ar fi avut ca efect stingerea activității vulcanice și magmatice. Din acest moment, pe Lună a încetat revărsarea bazaltelor iar activitatea geologică „pâlpâie" numai în profunzimile sale. După unele date, Luna ar avea în profunzime o

temperatură de 100°C. Fără energie internă o planetă nu poate genera un câmp magnetic, factor atât de important în protecția vieții de anumite radiații cosmice.

Energia necesară sistemelor vii este asigurată nu numai din exterior, de la Soare, ci și din interiorul planetei. Au fost descoperite biocenoze abisale în preajma zonelor fierbinți ale revărsărilor magmatice din rifturile oceanice, care nu depind de energia solară. Aceste biocenoze sunt formate din bacterii chemosintetizante, diverse alte microorganisme și forme superior organizate, precum anelide polichete, crabi, cefalopode și chiar pești.

Prin degajările de gaze în atmosferă din zonele rifturilor oceanice, prin existența curenților marini, oceanul este mediul planetar care are cea mai mare influență asupra climei și, implicit, asupra vieții. De-a lungul timpurilor geologice, bazinele oceanice au suferit modificări în ceea ce privește configurația, adâncimea, circulația și proprietățile fizico-chimice ale apei. Toate aceste modificări au avut un rol esențial în persistența, înflorirea sau în declinul și dispariția diferitelor grupe de organisme.

Factorii fizico-chimici ai domeniului marin. Principalii factori fizico-chimici care caracterizează domeniul marin și a căror variație influențează viața organismelor sunt: salinitatea, temperatura, lumina, presiunea, gazele, pH-ul, natura substratului, curenții, mareele și valurile. Valorile acestor factori în apele de suprafață sunt influențate, latitudinal, de zonele de climă, în timp ce la adâncime proprietățile apei marine prezintă valori mai uniforme.

Salinitatea. Prin salinitate se înțelege cantitatea de săruri minerale dizolvată în apa marină, exprimată în grame săruri la litru de apă (S $^{0}/_{00}$). Salinitatea normală a oceanului planetar este de 35 g $^{0}/_{00}$. Concentrația în săruri poate varia în plus, 42 g $^{0}/_{00}$, cum este în Marea Roșie, sau în minus, 3,5 g $^{0}/_{00}$, ca în Golful Fiume. Dintre săruri, clorura de sodiu se găsește în cea mai mare proporție.

Substanțele dizolvate în apele marine actuale sunt: clorura de sodiu (80%), clorura de magneziu (10%), sulfatul de magneziu (4,6%), sulfatul de calciu (3,4%), săruri de potasiu (2%), urme de siliciu, iod, brom și argint. Aceste săruri conferă apelor marine o reacție alcalină (pH=8,2). Deoarece clorura de sodiu nu poate fi fixată de către organismele marine, concentrația sa în oceane a crescut de-a lungul timpurilor geologice în mod considerabil. În schimb, alte săruri precum sărurile de calciu nu se pot acumula în apa oceanică deoarece ele sunt fixate de către organisme în structura scheletelor care, după moarte, se acumulează pe fundul oceanelor sub formă de sedimente calcaroase. Cea mai mare parte a carbonatului de calciu din natură este de origine biogenă.

Salinitatea unui bazin marin este mai scăzută în apropierea țărmului, unde vine un aport de apă dulce de pe continent sau este foarte crescută în mările

închise unde evaporația este accentuată, iar aportul de apă dulce este foarte redus. În zonele litorale din dreptul deltelor și estuarelor, apa mării se îndulcește considerabil devenind *salmastră*. Apele salmastre au un conținut în săruri foarte diferit, de 0,5-30 g $^0/_{00}$ în funcție salinitatea normală a mării respective. Speciile de organisme care pot trăi în condiții de salinitate variabile se numesc *eurihaline*. Acestea sunt în special specii care trăiesc în apropierea țărmului: bivalve, gastropode, crustacee, pești. Organismele care se dezvoltă în zonele depărtate de țărm, unde salinitatea apei rămâne constantă (efectul evaporației sau cel al aportului de apă dulce nu se resimte), se numesc *stenohaline*. Orice modificare bruscă a salinității apei poate produce moartea acestor organisme. Creșterea conținutului în săruri al apelor marine atrage după sine creșterea *presiunii osmotice*, fapt deosebit de important pentru organismele ale căror membrane celulare permit un schimb permanent de lichide între mediul intern (organismul) și cel extern (oceanul).

Presiunea osmotică este forța statică suplimentară ce apare în soluții și care cauzează fenomenul de *osmoză*, adică trecerea unui solvent printr-o membrană semipermeabilă ce separă două soluții de concentrații diferite.

Mediul salin, oceanic sau salmastru, obligă organismele la adaptări ale echilibrului lor ionic (intern) în raport cu echilibrul ionic extern. Când presiunea osmotică internă este mică, apa iese din corp; când presiunea osmotică internă este mare, apa intră în organism.

Organismele stenohaline care au membrana celulară permeabilă (poecilosmotice) dispar dacă sunt scoase din mediul normal (briozoare, brachiopode, cefalopode, echinoderme); altele, care au membrana celulară impermeabilă (homeosmotice) și concentrația mediului intern mai mare decât cea apei, pot suporta variații diferite de salinitate, ca și cele eurihaline (viermi, unele gastropode, unele bivalve).

Ipoteze privind originea sărurilor din apa marină. O problemă pentru care nu s-a ajuns încă la un acord deplin este cea legată de originea sărurilor din apa de mare. Asupra acestei probleme s-au emis două ipoteze: 1. ipoteza originii continentale și 2. ipoteza originii magmatice.

1. *Ipoteza originii continentale a sărurilor marine*. Această ipoteză a fost lansată de astronomul englez E. Halley în 1715 și ține seama de faptul că apele curgătoare aduc anual în oceanul planetar cantități importante de săruri dizolvate. De aici, ar rezulta că salinitatea mării ar trebui să crească continuu, fapt greu de demonstrat deoarece nu există date privind salinitatea mărilor din trecut. Cu toate că în apa mărilor și a râurilor se găsesc aceleași elemente chimice, o problemă o constituie proporția diferită în care se găsesc ele, în apele fluviale, pe de o parte, și în apele marine, pe de alta. Astfel, în timp ce în apa fluvială predomină carbonații, în cea marină predomină net clorurile. O explicație a acestui fapt este aceea că algele și o serie de animale marine extrag $CaCO_3$ din apa marină într-o proporție mult mai mare decât NaCl. Analizele au arătat că 91% din calciul dizolvat în apa marină precipită pe diferite căi, rămânând în soluție numai

9%, în timp ce Mg rămâne în soluție în proporție de 79%, precipitând numai 21%. Aplicând aceste corecții mai persistă încă unele nepotriviri pentru explicarea cărora ar trebui ținut seama și de alte proprietăți ale sărurilor.

Chiar dacă această ipoteză, destul de larg acceptată, nu lămurește pe deplin originea sărurilor marine, trebuie admis că apele fluviale au contribuit și contribuie încă la mărirea conținutului de săruri din apele marine. Această ipoteză nu explică originea apei însăși.

2. *Ipoteza originii magmatice a sărurilor marine.* Această ipoteză se bazează pe rezultatele studiului produselor vulcanice gazoase, erupțiile vulcanice marine fiind foarte numeroase și frecvente. Se presupune că în timpul răcirii Pământului după formarea sa ca planetă, la începutul fazei sale geologice, s-au separat o serie de elemente chimice, F, Cl, H, Ca, Na, Mg, și chiar unii compuși ca HCl, HF, SO_2 etc., prin combinarea cărora au rezultat numeroase halogenuri de Na, Ca, K, Mg, Al etc., sulfați și altele ce s-au depus în stare solidă la suprafața scoarței primordiale, alcătuită din roci magmatice.

Scăderea în continuare a temperaturii a permis formarea de vapori de apă și apoi condensarea acestora, rezultând apa lichidă. Apele rezultate din combinarea hidrogenului cu oxigenul și revărsate sub formă de ploi au spălat sărurile depuse anterior și le-au transportat spre ocean în stare dizolvată. Pe această cale nu s-a putut forma toată apa hidrosferei. Este posibil ca o parte a apei să provină din procesul de degazeificare a magmelor primordiale încă din faza pregeologică a istoriei Pământului. Hidrurile metalelor și peroxizii din materia protoplanetară au putut conduce, în urma unor reacții de oxido-reducere, la apariția apei, după reacția:

$$MeH_2 + MeO_2 \rightarrow Me + MeO + H_2O + \text{energie}$$

În această reacție apare un metal (Me), apar oxizi ai metalelor și o substanță nouă – *apa*. Apele fierbinți, încărcate cu substanțe corosive, au reacționat chimic cu mineralele rocilor eruptive dând naștere unor minerale secundare care se formează și astăzi în apropierea filoanelor hidrotermale.

În prezent, cercetătorii admit posibilitatea provenienței magmatice, în apele marine, a ionilor de CO_3 , S , Cl , Br și alții, iar pentru ionii Na^+, K^+, Ca^{++}, Mg^{++} și alții, o proveniență continentală.

Temperatura. Este un factor deosebit de important în repartiția viețuitoarelor în domeniul marin. Temperatura apei marine variază în funcție de latitudine, adâncime sau de prezența unor curenți marini. La suprafața apei, temperatura oceanelor variază de la +32°C, media anuală de la ecuator, la -3,6°C, media de poli. Temperatura scade considerabil o dată cu adâncimea. Viețuitoarele care suportă variații mari de temperatură se numesc *euriterme* (cele pelagice); cele care nu suportă variații de temperatură (nici măcar câteva grade) se numesc *stenoterme* (majoritatea coralilor). S-a constatat că, în general, organismele stenoterme sunt și stenohaline și respectiv cele euriterme sunt eurihaline.

Temperatura influențează nu numai răspândirea organismelor în bazinul marin, ci și constituția chimică a scheletelor lor. Astfel, apele calde favorizează, în general, formarea scheletelor calcaroase în timp ce apele reci favorizează formarea scheletelor silicioase. Având o mare putere de absorbție termică, apele

mărilor şi oceanelor pot înmagazina lent cantităţi uriaşe de căldură pe care le degajă treptat, fără o scădere prea mare a temperaturii.

Lumina solară. Prin importanţa pe care o are în procesul de fotosinteză, lumina are un rol deosebit de important în răspândirea organismelor fotoautotrofe şi, corelativ, a organismelor fitofage. Adâncimea până la care pătrunde lumina în apa mării variază între 200 şi 400 m (în funcţie de turbiditate). După gradul de luminozitate, de la suprafaţă spre adânc, se separă următoarele zone: *eufotică*, între 0-150 m, cea mai bine luminată, în care abundă algele şi trăiesc majoritatea organismelor animale; *disfotică* (sau *crepusculară*), între 150-400 m, cu lumină puţină şi alge puţine; *afotică*, sub 400 m, în care întunericul este permanent şi nu există organisme fotosintetizante. În această zonă animalele au ochii telescopici (pentru a capta cele mai slabe surse de lumină) sau, dimpotrivă, atrofiaţi; multe din aceste organisme prezintă organe luminiscente.

Presiunea hidrostatică. Acest parametru creşte o dată cu adâncimea, de la o atmosferă (atm – aproximativ 1 kg/cm^2) la suprafaţa apei, la 1000 atm în zonele adânci. La fiecare 10 m adâncime presiunea creşte cu o atmosferă.

Organismele care suportă o variaţie mare a presiunii hidrostatice, putând să coboare şi să se ridice la diferite niveluri în apă, se numesc *euribare*. Un exemplu este caşalotul (*Physeter catodon*) care poate coborî la mai multe sute de metri adâncime pentru a vâna şi reveni apoi la suprafaţă. Alte animale nu pot suporta oscilaţiile mari de presiune, putând trăi fie numai la presiuni hidrostatice mici, fie numai la presiuni mari (iar atunci când sunt aduse la suprafaţă, la presiune mică, corpul lor crapă sau organele interne sunt eviscerate). Aceste organisme se numesc *stenobare*. Este cunoscut cazul peştelui *Latimeria chalumnae,* o fosilă vie, adaptat la presiunile de la adâncimile cuprinse între 200 şi 800 m, care nu rezistă la suprafaţa mării şi nu poate fi ţinut în acvarii.

Gazele. Gazele dizolvate în apa mărilor şi oceanelor provin, în cea mai mare parte, din atmosferă dar şi din surse submarine sau din respiraţia plantelor şi animalelor. Conţinutul în gaze variază în funcţie de parametri cum sunt temperatura, salinitatea şi adâncimea.

Oxigenul. Oxigenul (O_2) este indispensabil respiraţiei aerobe. Oxigenul provine din aer sau din fotosinteza algelor marine. Cantitatea de oxigen dizolvată în apa de mare variază în sens invers cu temperatura şi salinitatea acesteia. Ca urmare, conţinutul de oxigen dizolvat în apele marine scade de la poli spre ecuator.

Conţinutul în oxigen este mai bogat la suprafaţa mării, la contactul cu atmosfera, şi scade o dată cu adâncimea (unde este consumat intens pentru oxidarea substanţei organice intrate în descompunere). Curenţii verticali sunt deosebit de importanţi în aerisirea apelor de adâncime ale oceanelor. În apele

lipsite de curenți verticali, oxigenul dispare complet în apele adânci și apare hidrogenul sulfurat (H_2S), prin reducerea sulfaților de către unele bacterii, sau prin descompunerea materiei organice. În acest mediu, numit *euxinic*, se dezvoltă numai bacterii anaerobe. În Marea Neagră, de exemplu, pătura anoxică începe de la 180 m adâncime.

Dioxidul de carbon. Dioxidul de carbon (CO_2) provine din dizolvarea CO_2 atmosferic în apa marină, din respirația organismelor marine, din activitatea vulcanilor submarini și din descompunerea organismelor moarte. Apele marine pot absorbi o cantitate mult mai mare de CO_2 decât atmosfera și de aceea concentrația acestui gaz atinge valori mult mai mari în apa oceanică decât în atmosferă. Dioxidul de carbon apare fie sub formă de ioni (carbonat sau bicarbonat), fie sub formă de molecule disociate sau de acid carbonic.

Cantitatea de CO_2 este mai scăzută în păturile superficiale ale apei datorită schimbului permanent cu atmosfera; în profunzime, cantitatea de CO_2 crește substanțial din cauza respirației organismelor și descompunerilor organice (procese oxidative).

Dioxidul de carbon este necesar în asimilația clorofiliană și în construcția scheletelor calcaroase

pH-ul. Acest parametru reprezintă raportul dintre concentrația ionilor de hidrogen (H^+) și a ionilor de oxidril (OH^-) din apa mării, raport ce îi determină aciditatea sau alcalinitatea. Valoarea pH-ului se exprimă prin logaritmul zecimal cu semn schimbat al concentrației ionilor de hidrogen dintr-o soluție. Dacă cei doi ioni, (H^+) și (OH^-), sunt în proporții egale, soluția este neutră (pH = 7); când concentrația ionilor de (H^+) este mai mare, soluția este acidă (pH<7) iar atunci când concentrația ionilor de (H^+) este mai mică decât a ionilor (OH^-) soluția este alcalină (pH>7).

Apa marină are o reacție alcalină (pH=8,2) (cu variații cuprinse între 7,5 și 8,4) datorită cantității mai mari a *cationilor* (sodiu, potasiu, magneziu, calciu) față de cea a *anionilor* (clor, brom, fluor). Valoarea pH-ului este importantă pentru organismele cu schelet calcaros. Pentru a-și secreta exoscheletul constituit din carbonat de calciu, aceste organisme au nevoie de o apă alcalină cu un pH cuprins între 7,5 și 8,4.

Natura substratului. Componența unor asociații de organisme bentonice este determinată și de natura substratului. Pe substratul dur, stâncos, se pot fixa diferite alge, spongieri, corali solitari, bivalve perforatoare (foladide) sau bivalve cu cochilii groase care aderă la substrat (cum sunt ostreidele). Printre crăpăturile rocilor se pot adăposti cefalopode, crustacee și diferiți pești. Pe substratul nisipos și mâlos se dezvoltă mai ales alge calcaroase, viermi, briozoare, bivalve cu sifoane lungi, echinide iregulare, pești care se îngroapă în substrat, cu corpul comprimat.

Curenții, mareele și valurile. Curenții marini sunt deplasări ale maselor de apă, atât pe orizontală cât și pe verticală, care se formează prin acțiunea a diferiți factori: vânt (marea majoritate), diferențe de densitate a apelor marine, diferențe de temperatură, cutremure, alunecări submarine. Curenții orizontali de suprafață sunt cauzați de vânt, iar curenții verticali și cei orizontali de adâncime sunt cauzați de diferențele de temperatură și densitate ale apelor.

Curenții marini au o mare importanță în viața și răspândirea viețuitoarelor marine. Curenții orizontali de suprafață transportă la distanțe mari formele larvare, planctonice, ale diferitelor organisme care sunt sedentare în stadiul adult (spongieri, bivalve, echinoderme, unii pești și altele). De asemenea, curenții de suprafață transportă diferite resurse trofice (fito- și zooplancton) în masa oceanului, asigurând necesarul de hrană unor organisme din ape mai sărace în hrană. Curenții calzi, cum este Curentul Golfului din Oceanul Atlantic, duc ape mai calde spre apele mai reci din nordul oceanului, asigurând aici condiții mai bune de hrană și reproducere pentru organisme. Curenții verticali descendenți realizează aerisirea zonelor de fund ale oceanului, proces foarte important în viața organismelor de mare adâncime. Curenții verticali ascendenți antrenează materialul organic de pe fund spre suprafață favorizând astfel dezvoltarea planctonului.

Mareele reprezintă mișcarea de ridicare și coborâre periodică a nivelului oceanului, de două ori pe zi, la un interval de 12 ore și 26 de minute (flux și reflux), ca urmare a atracției exercitate, în mod combinat, de Lună și Soare asupra masei de apă oceanică.

Luna exercită o atracție mai puternică decât Soarele, fiind mult mai aproape. Creșterea mareică a nivelului apei se produce concomitent, pe partea spre Lună și în partea opusă Lunii. Creșterea nivelului apei spre partea cu Luna este cauzată de faptul că aici masa apei, care nu este rigid legată de masa solidă a Pământului, este mai mult atrasă de Lună. În același timp, pe partea opusă a Pământului nivelul apei crește, deoarece centrul de greutate al masei oceanice fiind mai departe de Lună decât centrul de greutate al masei solide terestre, apa este mai puțin atrasă de Lună decât masa terestră.

Mareele au o anumită influență asupra modului de viață al organismelor litorale, în special modul de hrănire și de reproducere. Pe țărmurile unde la reflux nivelul apei se retrage pe distanțe mari, multe din organismele bentonice (spongieri, actinii, crustacee, pești etc.) rămân neacoperite cu apă câteva ore, timp în care stau îngropate în substrat sau își contractă corpul rezistând la deshidratare. Refluxul induce o puternică selecție a organismelor litorale, multe din ele fiind acum atacate și consumate de diferite animale de uscat (păsări în special).

Valurile – agitația apelor de suprafață – au rol în oxigenarea mase de apă și în realizarea diferitelor densități ale organismelor de suprafață.

Diviziunile batimetrice ale domeniului marin

Factorii fizico-chimici ai mediului marin, care determină condițiile de viață, variază o dată cu adâncimea, în funcție de diviziunile batimetrice ale bazinelor marine (Fig. 34). Un bazin marin (oceanic) cuprinde două subdomenii: *subdomeniul bentonic* (*bentic, bental*), prin care se înțelege fundul bazinului marin, și *subdomeniul pelagic*, care se referă la masa de apă situată deasupra fundului marin. Între domeniul bentonic și cel pelagic nu este o deosebire strictă deoarece multe specii care aparțin domeniului bentonic (bivalve, polichete) au larve pelagice iar unele organisme sunt bentonice în timpul zilei și planctonice în timpul nopții.

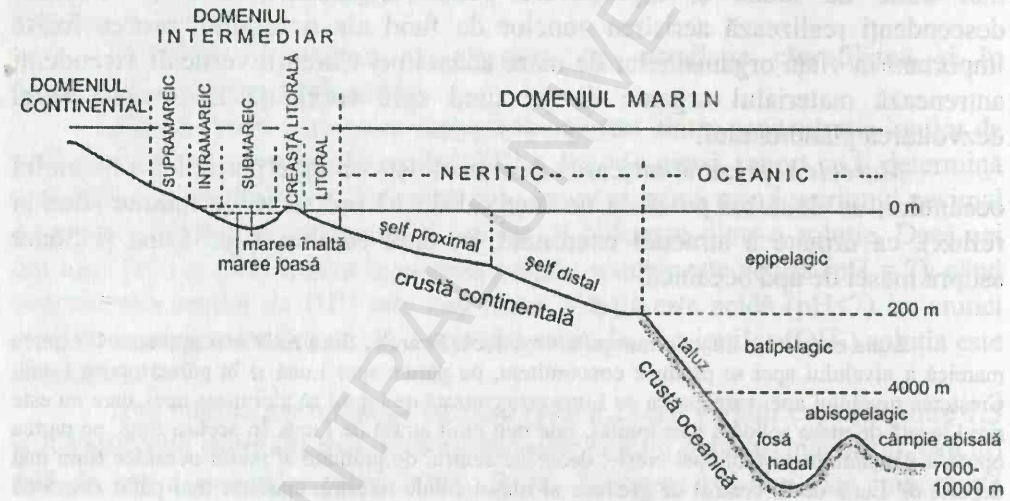


Fig. 34. Delimitarea domeniilor de viață (diagramă) (după D. Grigorescu, 2003, modificat).

Subdomeniul bentonic. Acesta se divide în *sistemul litoral* și *sistemul de mare adâncă.*

Sistemul litoral este situat în apropierea țărmului și cuprinde aria platformei continentale (șelf) până la aproximativ 200 m adâncime (în medie). Aici trăiește marea majoritate a speciilor de macrofite și a speciilor de animale bentonice marine. Sistemul litoral se poate subdivide în patru etaje: 1. *supralitoral*, deasupra mareei înalte; 2. *mezolitoral*, intermareic; 3. *infralitoral*,

până la limita inferioară a fanerogamelor marine şi a algelor fotofile; 4. *circalitoral*, până la adâncimea maximă de existenţă a algelor pluricelulare.

Sistemul de mare adâncă cuprinde trei etaje: *batial*, *abisal* şi *hadal* (*ultraabisal*).

Etajul batial, situat între 200 şi 3500-4000 m, cuprinde partea inferioară a platformei continentale şi povârnişul continental (taluz). *Etajul abisal*, situat între 4000 şi 7000 m, cuprinde câmpia abisală (platforma oceanică). *Etajul hadal* (*ultraabisal*) cuprinde gropile cele mai adânci ale oceanului (fose oceanice), situate la adâncimi de peste 6000-7000 m (până la circa 11000 m). Biocenoza abisală cuprinde microorganisme autotrofe chemosintetice, specii prădătoare (cefalopode, crabi, peşti) şi microfage detritivore (pogonofore, polichete tubicole, actinii).

Subdomeniul pelagic. Cuprinde două mari subdiviziuni (provincii): provincia neritică şi provincia oceanică.

Provincia neritică cuprinde masa de apă de la ţărm şi până la adâncimea de 200 m. Această provincie se caracterizează prin ape puţin adânci, agitate, bine aerate şi luminate, cu temperatura şi salinitatea variabile. După adâncime şi luminozitate, provincia neritică corespunde cu etajul epipelagic al provinciei oceanice. Aici se creează o mare diversitate a condiţiilor de viaţă atât datorită apelor fluviatile ce modifică permanent gradul de salinitate, cât şi a curenţilor litorali, a valurilor şi a mişcărilor ascendente ale apei, care aduc permanent substanţe nutritive. Viaţa în această provincie este foarte bogată (atât ca biomasă, cât şi ca diversitate) datorită condiţiilor de viaţă favorabile şi diverse. Speciile sunt, în general, eurihaline şi euriterme. În regiunile calde ale Globului, cu ape liniştite, salinitate normală şi fără aport de impurităţi aduse de apele continentale, se dezvoltă recife de corali.

Provincia oceanică începe dincolo de platforma continentală („largul mării"), aproximativ de la 200 m adâncime, până la fosele cele mai adânci ale oceanelor (10000-11000 m). Provincia oceanică este foarte puţin influenţată de aportul apelor continentale, păstrându-şi o salinitate relativ constantă. Variaţiile termice ale apelor de suprafaţă depind de latitudine. Până la circa 1000 m adâncime, temperatura descreşte cu aproape 2°C la fiecare 100 m apoi urmează o scădere lentă până la fundul oceanului.

Provincia oceanică cuprinde patru etaje: 1. *etajul pelagic superior (epipelagic, eufotic)* care cuprinde stratul de apă în care pătrunde lumina, cu grosimi de 50-200 m; 2. *etajul batipelagic,* ce cuprinde stratul de apă situat între limitele de adâncime ale domeniului bentonic batial (200-4000 m); 3. *etajul abisopelagic* şi 4. *etajul hadal* care cuprinde straturile de apă, afotice, corespunzătoare etajelor bentonice batiale şi hadale (4000-7000 m respectiv peste 7000 m).

Etajul epipelagic (eufotic) (0-200 m adâncime) cuprinde un strat de apă bine luminată, aerată şi încărcată trofic. Acest etaj este populat cu numeroase organisme planctonice (autotrofe şi heterotrofe) şi nectonice.

Etajul batipelagic (200-4000 m adâncime) se caracterizează prin ape liniştite, aerisite de curenţii verticali şi luminate parţial deoarece lumina pătrunde numai până la adâncimea de 400 m. Salinitatea este normală şi constantă iar temperatura se menţine în jurul valorii de 4°C. Organismele sunt mai puţin numeroase şi variate şi aparţin speciilor stenohaline şi stenoterme. Organismele fotosintetizante se menţin numai în stratul superior, în care pătrunde încă lumina.

Etajul abisopelagic (4000-11000 m adâncime) este cel mai inospitalier vieţii. El se caracterizează prin următoarele particularităţi: lipsa luminii – aici domneşte un întuneric profund, tulburat numai de sclipirile animalelor fosforescente; apele sunt liniştite şi antrenate într-o mişcare pe verticală extrem de înceată, numai în cadrul curenţilor verticali; temperatura este foarte scăzută, aproape de 0°C; presiunea este foarte mare, de la câteva sute la peste o mie de atmosfere. Numărul speciilor de animale este mult mai mic decât cel din etajele superioare; numeroase forme evoluate de animale au organele vizuale reduse sau absente.

Viaţa în domeniul marin

Diversitatea formelor de viaţă din bazinul marin a fost separată, în funcţie de dependenţa de substrat şi modul de deplasare, în trei categorii: bentos, necton şi plancton.

Bentosul cuprinde totalitatea organismelor care trăiesc pe fundul mării (gr. *benthos* – adânc, adâncime). În funcţie de etajul batimetric ocupat se deosebeşte un bentos litoral, cel mai bogat în specii, un bentos batial, un bentos abisal şi unul hadal. Organismele bentonice se pot împărţi în două categorii: bentosul fixat şi bentosul mobil. Bentosul fixat cuprinde: alge, spongieri, corali, bivalve, brachiopode, briozoare, crini de mare. Bentosul mobil (liber) cuprinde animale care se târăsc sau chiar înoată la suprafaţa substratului, precum majoritatea foraminiferelor, viermilor, bivalvelor, gastropodelor, crustaceelor, echinodermelor.

Nectonul (gr. *nektos* – înotător, care înoată) cuprinde animalele care se deplasează activ, prin înot, chiar împotriva curenţilor. Speciile nectonice se găsesc, în special, în subdomeniul pelagial neritic, de coastă, în etajul pelagic superior (stratul eufotic din larg) şi în etajul batial. Din această categorie fac parte marea majoritate a peştilor, cetaceele, unele cefalopode, crustacee, unii chelonieni. În trecut, printre formele nectonice se numărau numeroase reptile marine (ichthyosauri, plesiosauri, mosasauri, chelonieni).

Planctonul (gr. *planktos* – care rătăceşte, flotant) este constituit din micro- şi macroorganisme care se deplasează pasiv sau prin înot slab (meduze). Planctonul împreună cu nectonul sunt constituenţi ai subdomeniului pelagic şi reprezintă cea mai mare parte din organismele oceanului. Majoritatea organismelor planctonice sunt de talie microscopică sau mică şi cuprinde alge unicelulare (diatomee, alge aurii, alge verzi etc.), unele foraminifere (globigerinele), toţi radiolarii, rotifere, numeroase crustacee inferioare. Planctonul de talie mare (megaplanctonul) cuprinde meduzele mari şi algele de talie mare precum alga brună *Sargassum*. După modul de nutriţie, planctonul se împarte în *fitoplancton*, care cuprinde organisme autotrofe fotosintetizante (alge) şi zooplancton, acesta cuprinzând organisme heterotrofe (animale, în sens larg). Organismele care plutesc toată viaţa formează *holoplanctonul*. În afara acestora există şi organisme care duc viaţă planctonică numai într-o etapă a dezvoltării lor ontogenetice, cum sunt ouăle, larvele şi indivizii juvenili ai unor specii cu adulţi bentonici (spongieri, corali, moluşte) sau nectonici (crustacee, cefalopode, peşti). Acest plancton temporar este numit *meroplancton*. Planctonul este considerat ca fiind cea mai mare biocenoză de pe Pământ.

Domeniul continental

Cuprinde totalitatea condiţiilor de viaţă oferite de continente: întinderi de uscat (pe sol şi în sol), ape dulci curgătoare şi stătătoare, peşteri. Este de remarcat faptul că formele cele mai evoluate de viaţă au apărut şi s-au dezvoltat în acest mediu. Domeniul continental cuprinde trei subdomenii: 1. mediul de uscat; 2. mediul de apă dulce; 3. mediul cavernicol.

Mediul de uscat. Mediul de uscat, numit şi *terestru* (*geobios*), are ca substrat pământul ferm – solul sau roca – iar ca ambient atmosfera. Este un mediu mai heterogen decât cel acvatic, marin. Principalele şi primele adaptări ale organismelor de uscat, atât la plante cât şi la animale, au fost legate de împiedicarea deshidratării, respiraţia atmosferică, dezvoltarea elementelor de susţinere a corpului, reproducerea. În ceea ce priveşte plantele, acestea au dezvoltat capacitatea de fixare în sol şi capacitatea de absorbţie şi circulaţie a apei, odată cu cormofitele. La acestea se va dezvolta tot mai mult generaţia sporofitică, ce va fi reprezentată de planta însăşi, ca urmare a nevoii de protejare tot mai eficientă faţă de uscăciune a organelor de reproducere (arhegoane şi anteridii) şi a gameţilor, reprezentate de gametofit. Răspândirea plantelor va trece de la cea prin spori la cea prin seminţe. Animalele, pe de altă parte, au dezvoltat un nou mod de locomoţie, mersul, efectuat cu ajutorul membrelor perechi. Din acest mod primar al locomoţiei terestre vor deriva moduri secundare de locomoţie acvatică, prin înot, locomoţie aeriană, prin zbor (la

vertebrate), şi alte tipuri de locomoţie specifice diferitelor habitate terestre. Zborul insectelor a apărut pe altă cale faţă de cel al vertebratelor, prin dezvoltarea unor aripi ce nu reprezintă membre transformate. Fecundaţia la animale devine obligatoriu internă.

Factorii care acţionează asupra organismelor de uscat sunt: factorii climatici, natura solului (factorul edafic) şi factorii ce influenţează răspândirea (factorul disjunctiv).

Factorii climatici. Clima este principalul factor care influenţează structura şi răspândirea organismelor pe suprafaţa continentelor. Fiecare zonă de climă se caracterizează prin anumite valori medii de temperatură, umiditate, luminozitate şi printr-un anumit fel de circulaţie a aerului (vânturile). Plantele din fiecare zonă climatică prezintă o serie de trăsături comune în ceea ce priveşte talia, dezvoltarea corpului vegetativ, adsorbţia şi pierderea apei prin evaporaţie şi transpiraţie, durata ciclului vital. Pe baza acestor trăsături comune ale plantelor de pe suprafeţe continentale întinse sunt individualizate mai multe biomuri.

Biomul reprezintă o categorie principală de comunităţi ecologice (ansambluri de ecosisteme), corespunzătoare unor zone climatice, caracterizat printr-o vegetaţie distinctivă. Biomurile se succed latitudinal. De la ecuator spre poli se pot delimita mai multe biomuri principale: pădurea ecuatorială şi tropicală, stepa, savana, deşertul, pădurea temperată (dominată de foioase), taigaua (pădurea de conifere) şi tundra. La aceste biomuri latitudinale se mai citează şi biomul zonelor montane înalte (biom altitudinal), deoarece plantele alpine, indiferent de latitudine, sunt supuse unor condiţii climatice asemănătoare, prezentând un habitus şi adaptări asemănătoare, şi biomul subteran (de peşteră). Fiecare biom prezintă o faună caracteristică adaptată la condiţiile oferite de vegetaţia respectivă.

Factorii climatici influenţează, de asemenea, tipul de sol şi, prin aceasta, indirect, organismele edafice. Influenţa factorilor climatici asupra dezvoltării resurselor trofice dintr-o anumită arie geografică determină gradul de mobilitate a animalelor din acea zonă. Dacă resursele trofice scad rapid, ca urmare a instalării unor condiţii climatice aspre (venirea iernii în zonele temperate), multe animale sunt nevoite să migreze în zone mai calde, cu hrană suficientă, sau să hiberneze.

Organismele care au temperatura corpului variabilă în funcţie de cea a mediului, se numesc *poikiloterme* (gr. *poikilos* – variat) (amfibieni, reptile). Acestea depind în cea mai mare măsură de sursa externă de căldură (solară), fiind numite de aceea şi *ectoterme* (gr. *ektos* – în afară). Pentru a face faţă oscilaţiilor termice ale mediului continental (mult mai ample decât în mediul marin), unele vertebrate (păsările şi mamiferele) au dezvoltat mecanisme fiziologice de

producere şi conservare la un nivel constant a căldurii necesare reacţiilor metabolice; acestea se numesc *homeoterme* (gr. *homoios* – asemănător) iar pentru că energia metabolică este asigurată din interiorul corpului sunt numite şi *endoterme* (gr. *endon* – spre înăuntru) (precizăm că dacă un organism ectoterm îşi păstrează temperatura constantă printr-un comportament adecvat el poate fi considerat homeoterm).

Factorii climatici au fost deseori consideraţi responsabili de marile extincţii din trecut (glaciaţiunile, clima aridă) deoarece efectele lor au acţiune pe spaţii geografice vaste.

Natura solului (factorul edafic). Tipul de sol este determinat de compoziţia anorganică, cantitatea de materie organică, cantitatea de apă, adică de natura minerală a substratului şi tipul de climă. În funcţie de tipul de sol se va dezvolta un anume tip de vegetaţie şi, implicit, va coabita un anumit tip de animale.

Factorii ce influenţează răspândirea organismelor (factorul disjunctiv). Comparativ cu mediul oceanic, care este un mediu continuu din punct de vedere fizic, mediul continental se caracterizează printr-o mare discontinuitate fizică ce afectează răspândirea şi, în timp, evoluţia organismelor. Este un lucru dovedit că plăcile tectonice se deplasează lateral, iar continentele se pot uni sau despărţi împreună cu flora şi fauna lor. Munţii, fluviile sau calotele glaciare pot constitui bariere pe termen lung care să influenţeze răspândirea şi evoluţia organismelor. Din aceste motive datele de paleogeografie sunt deosebit de utile în explicarea unor aspecte ale evoluţiei speciilor vegetale şi animale.

Mediul de apă dulce. Mediul de apă dulce (*limnobios*) cuprinde apele curgătoare şi stătătoare continentale caracterizate printr-o cantitate foarte redusă în săruri (sub 0,5 g $^0/_{00}$). Mediul apelor dulci este influenţat de aceiaşi factori climatici de pe continent. Organismele dulcicole s-au adaptat la variaţii ample şi bruşte ale condiţiilor de viaţă, ca în cazul îngheţului apei sau secării ei complete. În condiţii nefavorabile, protozoarele supravieţuiesc în stare de chist, spongierii dezvoltă forme de rezistenţă (gemule), unii viermi, crustacee, peşti şi amfibieni supravieţuiesc mult timp (chiar ani) îngropaţi în nămol. Unele specii eurihaline de peşti trăiesc o perioadă în mare; alte specii de peşti s-au adaptat la respiraţia oxigenului atmosferic, dezvoltând plămânii ca organe respiratorii accesorii. În evoluţia vertebratelor acest din urmă eveniment a avut o importanţă capitală deoarece a permis cucerirea uscatului de către acestea, moment de importanţă crucială în evoluţia vieţii.

Mediul cavernicol. Este reprezentat de peşteri şi grote. Acest mediu este deosebit de restrictiv. Este lipsit de lumină, de plante, de curenţi ai aerului, temperatura este scăzută, umiditatea crescută. Vieţuitoarele care trăiesc în peşteri provin din mediul de uscat exterior sau din mediul dulcicol. Există mai multe

trepte ale adaptării la mediul cavernicol. Unele vieţuitoare doar se adăpostesc temporar (aşa cum au făcut în Pleistocen omul paleolitic sau ursul de peşteră), altele trăiesc tot timpul aici, devenind, prin izolarea de speciile din exterior, specii *relicte*. Mediul cavernicol poate avea legături mai mult sau mai puţin strânse cu mediul extern, dezvoltând o biocenoză proprie. Organismele permanente dominante sunt nevertebratele, dar se cunosc şi peşti şi amfibieni cavernicoli.

Domeniu intermediar

Acest domeniu cuprinde aria de contact dintre uscat şi mare, în care interferează factori fizico-chimici ai domeniilor continental şi marin. Este reprezentat de delte, estuare, plaje supralitorale şi lagune. Laguna este un bazin separat mai mult sau mai puţin ferm de mare printr-o creastă litorală, cu ape de salinitate variabilă, de la salmastre până la hipersaline, şi aport terigen crescut. În aceste medii s-au format sedimente care prezintă caracteristici diferite faţă de cele de uscat sau marine şi care conţin anumite asociaţii de fosile.

Se cunosc fosile aparţinând depozitelor intermediare, de diferite vârste. Astfel, depozite deltaice de huilă se cunosc din Carboniferul superior din Europa şi America de Nord; depozite lagunare, de evaporite stratificate, se cunosc din Permianul Platformei Ruse sau din Jurasicul Germaniei de Sud (unde se găsesc calcarele litografice cu celebrele impresiuni de *Archaeopteryx*). Lagune hipersaline au existat şi în Miocenul din Depresiunea Transilvaniei (unde s-a depus dolomit şi gips) sau în Miocenul extracarpatic (cu gips).

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

TIMPUL GEOLOGIC

Noțiunea de timp geologic a fost conștientizată ca atare în lumea oamenilor de știință în secolul al XVIII-lea, o dată cu apariția primelor lucrări de stratigrafie și geologie istorică. Tradiția culturală (mitologică și religioasă) anterioară acestei date a minimalizat foarte mult durata timpului geologic. Trăsătura principală a noțiunii de timp geologic, exprimată și în primele scări stratigrafice globale, este imensitatea duratei sale în comparație cu durata evenimentelor observabile în timpul vieții unui om.

Pe măsură ce s-a înțeles că suprafața Pământului este în permanentă schimbare, iar cercetările geologice aduceau diverse dovezi în acest sens, s-a încercat măsurarea duratei vârstei Pământului prin identificarea succesiunii evenimentelor geologice majore care au avut loc în trecut și care au lăsat urme ce pot fi recunoscute. Succesiunea complexelor de fosile, a ciclurilor climatice marcate prin transgresiuni și regresiuni marine au fost criterii des folosite pentru elaborarea unei scări a timpului geologic.

Primele delimitări geocronologice au avut un caracter relativ, deoarece exprimau ordinea în care ele au avut loc, dar nu vârsta absolută în ani. Ulterior, prin dezvoltarea tehnicilor de măsurare absolută a evenimentelor geologice, s-a putut preciza vârsta exprimată în ani a acestora și, totodată, s-a putut dovedi durata extrem de mare a Pământului.

Stratele rocilor sedimentare care alcătuiesc partea superficială a scoarței terestre, mai accesibilă studiului, s-au format în anumite intervale de timp geologic. Formațiunile sedimentare sau structurile magmatice și metamorfice din constituția scoarței terestre nu sunt dispuse peste tot în continuitate și nu s-au format cu aceeași intensitate. Transpunerea succesiunii, în general incompletă, de unități litologice într-o succesiune de unități de timp constituie obiectivul fundamental al *geocronologiei*. Volumul de roci acumulat reprezintă *unități de spațiu* cărora li se pot asocia *unități de timp* în care acestea s-au format. Această relație stă la baza alcătuirii *scării timpului geologic*, numită și *scară geocronologică*.

Formațiunile sedimentare sunt foarte importante în cercetarea geocronologică nu doar pentru că sunt accesibile, ci mai ales pentru că acestea pot conține diferite feluri de *fosile* – expresie a evoluției în etape a lumii vii.

Principalele obiective ale geocronologiei sunt următoarele:

- stabilirea relațiilor de vârstă într-o succesiune de depozite sedimentare, precum și în cadrul formațiunilor magmatice și metamorfice; vârsta stabilită prin metode comparative și care nu este măsurată în unități absolute de timp se numește *vârstă relativă*.

- stabilirea unor criterii de ierarhizare a unităților geocronologice pornind de la strate cu vârsta relativă cunoscută;

- calcularea *vârstelor absolute*, exprimate în unități convenționale de măsură a timpului, pentru ca scara geocronologică să aibă, pe lângă conținutul său calitativ, şi un conținut cantitativ;

- *corelarea* între unitățile litologice sau biostratigrafice separate dintr-o regiune cu unități de acelaşi tip din alte regiuni. Corelările se fac prin compararea caracterelor litologice, stratonomice, paleontologice, geofizice etc. ale unităților respective. Prin astfel de corelări stratigrafice se stabilesc unitățile de timp fundamentale (cu relevanță pentru toate continentele) şi unitățile de timp regionale, acolo unde nu se pot face corelări. Între bazinele aceluiaşi continent sau între continente, corelările nu se pot face decât între unități biostratigrafice; acestea sunt singurele care permit corelări chiar între bazine cu litologie diferită.

De exemplu, E. Saulea (1967) arată că pe Valea Prahovei, în apropierea oraşului Breaza, şi pe Valea Dâmboviței, la Cotenești, se găsesc marne roşii cu dungi verzi cu *Micraster* şi *Belemnitella*. Aceleaşi fosile se găsesc şi în cretele albe cu silexuri de la Murfatlar din Dobrogea. Litologic, acestea nu au nici o asemănare cu marnele roşii din Valea Prahovei; prezența aceleiaşi faune ne permite, totuşi, să corelăm aceste depozite, recunoscând că sunt depozite sincrone ale Cretacicului superior (Santonian-Campanian), primele ale regiunii geosinclinale carpatice, celelalte ale regiunii epicontinentale.

Vârsta relativă şi vârsta absolută a stratelor

Vârsta relativă

Datarea relativă a stratelor constă în stabilirea raporturilor de vârstă dintre depozitele geologice în termenii de „mai nou" sau „mai vechi" în funcție de poziția acestora în succesiunea stratigrafică, de conținutul paleontologic, fără a se preciza însă intervalul de timp care le separă.

Principiile fundamentale ale datării relative a stratelor sunt următoarele:

- *principiul superpoziției stratelor*. Acest principiu exprimă o realitate simplă şi anume că, în cadrul unei succesiuni de strate, stratul acoperitor este mai nou decât stratul acoperit. Acest principiu este valabil în cazul stratelor care nu au fost deranjate din poziția lor originală de mişcările tectonice.

- *principiul succesiunii paleontologice*. Conform acestui principiu transformarea evolutivă a speciilor se regăseşte în succesiunea speciilor fosile în cadrul stratelor. În cazul unui pachet de strate depus fără întreruperi majore, speciile cu caractere mai apropiate de specia de origine se află spre partea inferioară a pachetului, în timp ce speciile mai depărtate de aceasta sunt întâlnite

spre partea superioară a pachetului. De mare importanță sunt *speciile caracteristice* (= *conducătoare*) care se găsesc numai într-un anumit tip de strat și de o anumită vechime geologică.

- *principiul includerii.* Acesta poate fi sintetizat astfel: dacă un corp litologic B include fragmente dintr-un alt corp A, atunci corpul B este mai nou decât A.

- *principiul intersecției.* Un corp litologic care intersectează un alt corp litologic este mai recent decât acesta.

Prin această metodă comparativă s-a realizat o ierarhie de unități de spațiu (*cronostratigrafice*) căreia îi corespunde o ierarhie de unități de timp (*geocronologice*):

Unități cronostratigrafice	*Unități geocronologice*
Eonothem	*eon*
Erathem (grupă)	*eră*
Sistem	*perioadă*
Serie	*epocă*
Etaj	*vârstă*
Subetaj	*subvârstă*

O unitate cronostratigrafică convențională neierarhică este *cronozona.* Aceasta reprezintă un corp de roci format, oriunde în lume, într-o unitate de timp numită *cron.*

Orice unitate stratigrafică definită prin caractere paleontologice este numită *biozonă* (unitate biostratigrafică). Biozonele pot avea o cuprindere restrânsă (în cadrul unei cronozone) sau o cuprindere largă, servind la biocorelări. O biozonă poate fi bazată pe un singur taxon, combinații de taxoni, pe abundențe relative, pe aspecte morfologice specifice sau pe variațiile altor caracteristici ale conținutului și distribuției taxonilor fosili. Atunci când materialul fosil este reevaluat taxonomic, este posibil ca o biozonă să fie restrânsă sau extinsă, în funcțiile de modificările noi aduse.

Vârsta absolută

Datarea absolută a stratelor presupune stabilirea cantitativă a vârstei depozitelor geologice în multipli ai anului terestru. Avându-se în vedere imensitatea timpului geologic, s-a stabilit ca unitate de măsură a timpului *milionul de ani* (m.a. sau Ma).

BCU "SUCEAVA" UNIVERSITY LIBRARY

Lucrările mai noi de geocronologie recomandă o exprimare diferențiată în unități de măsură a timpului geologic. Astfel, vârstele care cuprind mii de ani se exprimă în ka (*k* de la gr. *khilioi* – o mie; *a* de la ani); vârstele care cuprind milioane de ani se exprimă în Ma iar cele care cuprind miliarde de ani – în Ga (*G* de la gr. *gigas* – uriaș, imens; *a* de la ani). Pentru a nu surprinde cititorul în alte contexte ale lucrării cu aceste prescurtări convenționale, noi vom păstra exprimarea timpului geologic absolut cu o măsură unică – m.a. (milioane ani).

Metoda radiometrică. Chimistul Henri Becquerel descoperă în 1896 *radioactivitatea naturală* – dezintegrarea regulată a elementelor radioactive într-o perioadă ce le este caracteristică. Aceste elemente ar putea fi deci utilizate ca indicatori pentru datarea evenimentelor geologice.

Principala metodă de datare absolută este *metoda radiometrică* ce se bazează pe fenomenul dezintegrării radioactive a izotopilor unor elemente chimice: uraniu–plumb (^{238}U-^{206}Pb; ^{235}U-^{207}Pb), thoriu–plumb (^{232}Th-^{208}Pb), rubidiu–stronțiu (^{87}Rb-^{87}Sr), potasiu–argon (^{40}K-^{40}Ar), carbon–azot (^{14}C-^{14}N).

Prin dezintegrarea radioactivă, elementele instabile trec în mod continuu într-un element stabil. Durata dezintegrării totale a unui element derivat este, în majoritatea cazurilor, foarte mare, de aceea în practică se calculează *timpul de înjumătățire*, timp în care jumătate din atomii unui element radioactiv trec în atomi stabili.

De exemplu, un gram de ^{235}U se transformă în 0,50 grame de plumb (^{207}Pb) în aproximativ 713 milioane ani. Cunoscându-se timpul de înjumătățire și proporția celor două elemente dintr-o rocă (măsurată cu anumite instrumente) se poate calcula vârsta absolută a rocii (timpul *t* scurs de la începutul dezintegrării rocii sau a mineralului), după relația:

$t = 1/\lambda \log [1+ER/ED]$, în care ER = element radioactiv; ED = element derivat; λ = valoarea constantei de dezintegrare specifică fiecărui izotop radioactiv (pentru ^{238}U aceasta are valoarea 0, 693).

Dezintegrarea radioactivă este un proces cu desfășurare exponențială ce se exprimă grafic printr-o curbă descendentă ce tinde asimptotic spre 0.

Metoda radiometrică prezintă o marjă de eroare cauzată de mai mulți factori: fiabilitatea aparaturii folosite (spectrometre de masă), care crește o dată cu vechimea rocilor analizate (+/-5% în cazul unor roci precambriene); exactitatea datărilor radiometrice depinde și de eventuala adăugare sau pierdere de element radioactiv sau de element derivat, sau de unele variații ale constantei de dezintegrare λ.

Pe această cale s-a stabilit că vârsta celor mai vechi roci de pe Pământ ajunge la 4 miliarde de ani. Vârsta Pământului este însă de circa 4,65 miliarde ani. Această valoare se referă la vârsta consolidării primei cruste din magma fluidă care se găsea la exteriorul planetei și coincide cu vârsta celor mai vechi

meteoriți căzuți pe Pământ și cu cea a celor mai vechi roci de pe Lună. Acceptând teoria formării concomitente a întregului Sistem Solar, vechimea Pământului este aceeași cu vârsta celor mai vechi roci cunoscute.

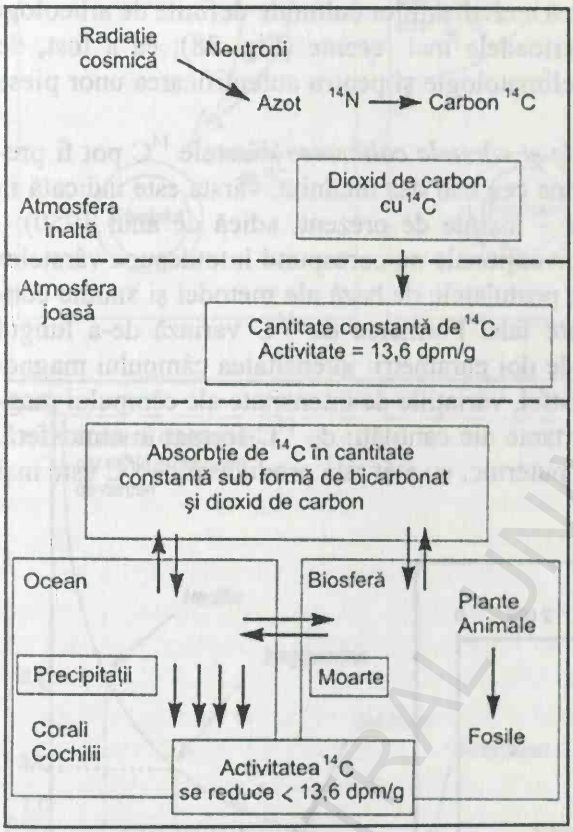


Fig. 35. Ciclul carbonului 14 în natură (dpm/g – număr de dezintegrări per minut și per gram de carbon) (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

Datarea cu carbon 14. Carbonul 14, numit și radiocarbon, este un izotop radioactiv al carbonului. Acest izotop a fost descoperit în 1934, când a fost produs artificial, dar existența sa în natură a fost dovedită de W. F. Libby în 1946. Interacțiunea, în straturile înalte ale atmosferei, dintre radiațiile cosmice și atomii de azot, principalul constituent al atmosferei, conduce la formarea de ^{14}C. Carbonul radioactiv prezintă aceleași proprietăți pe care le are carbonul neradioactiv și, ca și acesta din urmă, se va oxida foarte repede la contactul cu ozonul atmosferic, formând dioxidul de carbon (CO_2). Dioxidul de carbon ce conține ^{14}C coboară rapid în straturile joase ale atmosferei unde se distribuie uniform. El este astfel asimilat de plante, apoi de animalele terestre, trece în apa de mare și intră în constituția organismelor marine (Fig. 35). Atunci când un organism terestru sau marin moare, schimburile sale cu atmosfera încetează, iar ^{14}C pe care îl conține începe să se dezintegreze. Perioada (timpul de înjumătățire) a ^{14}C fiind de numai 5568 ani, el poate fi folosit la datări relativ recente, de ordinul miilor și zecilor de mii de ani.

Datările cu carbon 14 se pot abate uneori de la vârstele reale din cauza faptului că rata de formare a ^{14}C nu este constantă în timp. În aceste cazuri există metode de corectare a datării prin calibrare cu tabele de corecție dendro-

cronologice, pentru eşantioanele de vârstă recentă sau prin comparare cu datele metodei uraniu-thoriu, pentru eşantioanele vechi.

Prin metoda carbon 14 este posibilă datarea oricărei fosile organice: lemn, cărbune, grăunţe, ţesut, oseminte, cochilii de moluşte, corali etc. Metoda ^{14}C a permis încadrarea cronologică a civilizaţiilor culturale definite de arheologi pentru Paleoliticul superior şi perioadele mai recente (Fig. 38); ea a fost, de asemenea, mult utilizată în paleoclimatologie şi pentru autentificarea unor piese arheologice sau istorice.

Vârstele ^{14}C convenţionale şi vârstele calibrate. Vârstele ^{14}C pot fi prezentate în maniere diferite. În forma cea mai des întâlnită, vârsta este indicată în ani ^{14}C BP (engl. *before present* – înainte de prezent, adică de anul 1950) – vârsta convenţională. Vârstele convenţionale nu corespund întotdeauna vârstelor adevărate. Ca urmare, unul dintre postulatele de bază ale metodei şi anume constanta ratei de formare a ^{14}C este fals. Formarea de ^{14}C variază de-a lungul timpului, în principal, în funcţie de doi parametri: intensitatea câmpului magnetic terestru şi activitatea solară. Astfel, variaţiile de intensitate ale câmpului magnetic terestru induc variaţii importante ale cantităţii de ^{14}C format în atmosferă. Cu cât câmpul magnetic este mai puternic, cu atât rata producerii de ^{14}C este mai scăzută şi invers (Fig. 36).

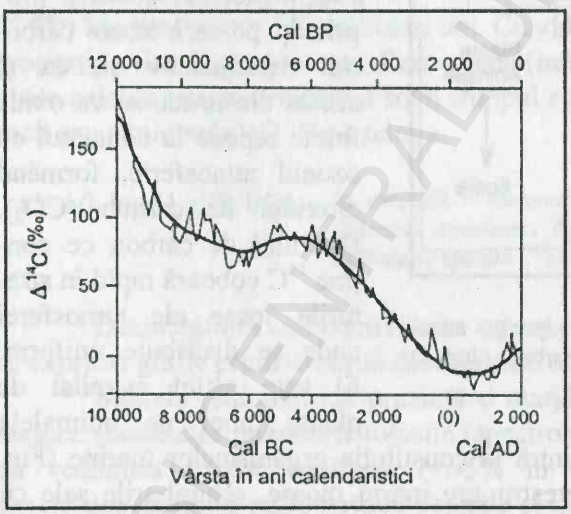


Fig. 36. Variaţia formării de carbon 14 în atmosferă în legătură cu variaţiile de intensitate ale câmpului magnetic terestru (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

La aceste variaţii de amplitudine destul de mare se adaugă fluctuaţiile rapide legate de activitatea solară. În timpul fazelor de activitate solară slabă, razele cosmice ajung uşor în atmosfera înaltă şi produc mult ^{14}C. Dimpotrivă, dacă activitatea solară este puternică, vântul solar deviază o parte din radiaţia cosmică şi producţia de ^{14}C se diminuează (Fig. 37).

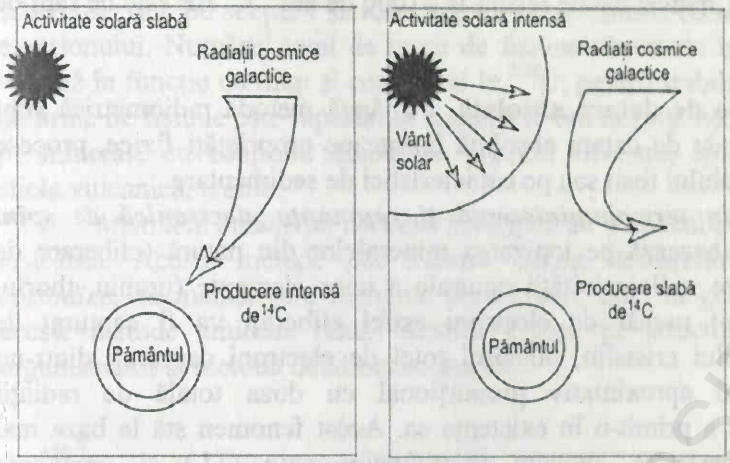


Fig. 37. Variația formării de carbon 14 în atmosferă în legătură cu variațiile activității solare (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

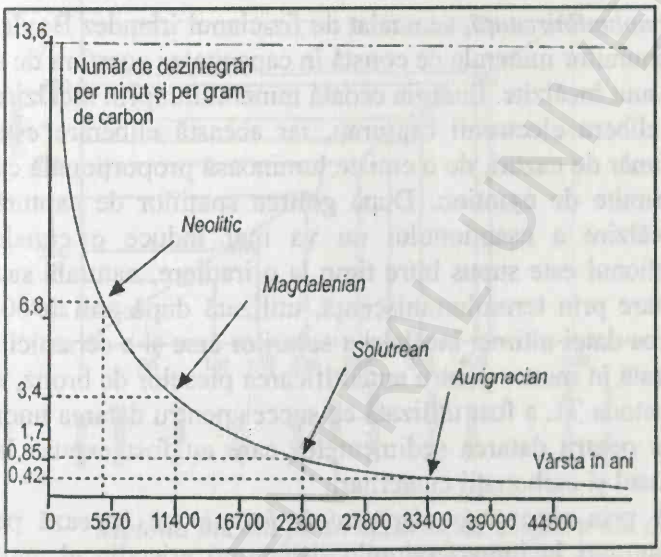


Fig. 38. Curba de activitate a izotopului carbon 14 în funcție de timp (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

Aceste fluctuații ale ratelor de formare de ^{14}C în atmosferă, în decursul timpului, necesită corectarea vârstelor ^{14}C convenționale și calibrarea lor, comparându-le cu vârstele obținute prin alte metode (dendrocronologică sau uraniu-thoriu). În acest caz, vârstele sunt exprimate în vârste ^{14}C cal. BP sau direct în ani calendaristici BP, BC (engl. *before Christ* – înainte de Christos) sau AD (*Anno Domini* – după Christos). Corecțiile astfel aplicate pot fi importante, deoarece sunt de ordinul a 2000 de ani pentru o vârstă de 11000 de ani ^{14}C BP și de 5000 de ani pentru o vârstă de 30000 de ani ^{14}C BP. De exemplu, vârsta

picturilor din grota Chauvet datate recent la 31000 de ani ^{14}C BP este de fapt de 36000 de ani BP.

Alte metode de datare absolută. Pe lângă metoda radiometrică sunt folosite şi alte metode de datare absolută bazate pe proprietăţi fizice, procese biologice ale materialului fosil sau pe caracteristici de sedimentare.

Datarea prin termoluminiscenţă şi rezonanţa electronică de spin. Această metodă se bazează pe ionizarea mineralelor din natură (eliberare de electroni), ca urmare radioactivităţii naturale a unor elemente (uraniu, thoriu, potasiu). Un anumit număr de electroni astfel eliberaţi va fi capturat de defecţiunile sistemului cristalin, numărul total de electroni capturaţi dintr-un eşantion fosil fiind aproximativ proporţional cu doza totală de radiaţii (paleodoza) pe care a primit-o în existenţa sa. Acest fenomen stă la baza mai multor metode de datare, precum *termoluminiscenţa* (TL) şi *rezonanţa electronică de spin* (RES).

Fenomenul de *termoluminiscenţă*, semnalat de fizicianul irlandez Boyle, este proprietatea fizică a anumitor minerale ce constă în capacitatea acestora de a emite lumină atunci când sunt încălzite. Energia cedată mineralului prin încălzire este suficientă pentru a elibera electronii capturaţi, iar această eliberare este însoţită, într-un anumit număr de cazuri, de o emisie luminoasă proporţională cu doza totală de radiaţii primite de eşantion. După golirea spaţiilor de captură pentru electroni, o reîncălzire a eşantionului nu va mai induce o emisie luminoasă doar dacă eşantionul este supus între timp la o iradiere, naturală sau artificială. Metoda de datare prin termoluminiscenţă, utilizată după anii 1960, permite aşadar determinarea datei ultimei încălziri a solurilor arse şi a ceramicii. Ea este de asemenea utilizată în muzee pentru autentificarea pieselor de bronz, a vaselor etc. Mai recent, metoda TL a fost utilizată cu succes pentru datarea unor silexuri din Paleolitic sau pentru datarea sedimentelor care au fost expuse la lumina solară, precum loessul şi carbonaţii cuaternari.

Metoda de datare prin *rezonanţa electronică de spin* se bazează pe numărarea electronilor capturaţi în imperfecţiunile sistemului cristalin al unui mineral, graţie proprietăţilor lor magnetice. În acest caz, nu se face golirea capcanelor de electroni, fiind posibilă măsurarea de mai multe ori a aceluiaşi eşantion. Metoda se foloseşte din anii 1970 şi poate fi aplicată pe mai multe tipuri de materiale: carbonaţi, oseminte şi dinţi fosilizate, granule de cuarţ sedimentar, silex încălzit, loess etc.

Metoda urmelor de fisiune. O parte din atomii de uraniu 238 prezenţi în minerale fisionează spontan, după o constantă de timp cunoscută. Atomii de ^{238}U se scindează în doi atomi fii (nuclei derivaţi) care sunt violent proiectaţi în două direcţii opuse, afectând local mineralul. Urmele fisiunii (linii de 1-10μ) pot fi

uşor observate pe secţiuni şlefuite după un atac chimic (acid fluorhidric) asupra eşantionului. Numărul total de urme de fisiune observate într-un eşantion fosil variază în funcţie de timp şi conţinutul în ^{238}U; pentru stabilirea vârstei, numărul de urme de fisiune este raportat la etaloanele omologate. Metoda se poate aplica pe minerale cu conţinut radioactiv, precum zirconul, apatitul, mica, olivina, sticla vulcanică, tectite.

Metodele bazate pe procese biologice au o aplicabilitate geocronologică restrânsă. Aceste metode pot măsura durata desfăşurării unor *evenimente episodice*, cu manifestare regulată, durată care este, în general, scurtă. Dintre aceste metode amintim două: metoda bazată pe structurile de creştere ale organismelor şi metoda dendrocronologică.

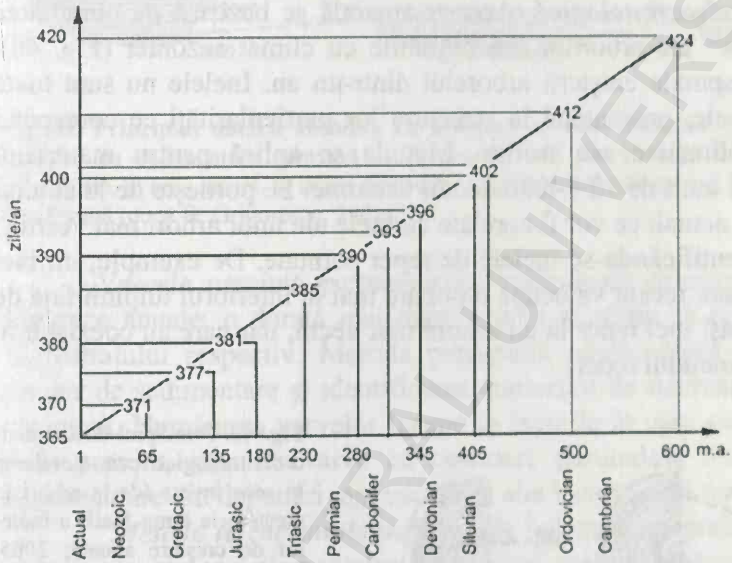


Fig. 39. Graficul de variaţie a numărului de zile/an în timpul Phanerozoicului (după J. W. Wells, 1963).

Metoda bazată pe structurile de creştere ale organismelor. Organismele ale căror schelete minerale se dezvoltă în ritm circadian pot înregistra în structura scheletelor secvenţialitatea zi/noapte. De exemplu, algele care au tal calcaros depun un microstrat de carbonat de calciu pe durata unei zile, când se poate realiza fotosinteza, apoi urmează o întrerupere ce marchează repaosul fotosintetic nocturn, după care procesul se reia. În acest mod au fost construite stromatolitele de către algele albastre. Acelaşi bioritm se constată şi la coralii recifali sau moluştele cefalopode care depun carbonatul de calciu în striuri ce corespund zilelor dintr-un an. Astfel s-a constatat, după striurile de creştere ale coralilor, că acum 435 m.a., în Silurian, anul avea 402 zile. Studiind coralii fosili, J. W. Wells (1963) a stabilit variaţia a numărului de zile dintr-un an pentru

tot timpul Phanerozoicului (Fig. 39). Aceste date concordă cu cele ale astrofizicienilor cu privire la evoluția mișcării sistemului Pământ – Lună.

În trecutul îndepărtat, Pământul era mai mic și avea o rotație mai rapidă în jurul axei, astfel încât un an avea mai multe zile decât în prezent (o zi avea mai puțin decât 24 ore actuale). Luna era mult mai aproape de Pământ, exercitând asupra acestuia forțe mareice uriașe. Traseul orbital al Pământului era parcurs în mai multe zile decât astăzi dar mai scurte.

Reducerea vitezei de rotație a Pământului, ca urmare a creșterii volumului său prin adaos de material cosmic, prin frecarea cu straturile inferioare ale atmosferei sau datorită mișcărilor mareice, a avut drept efect creșterea vitezei de rotație a Lunii în jurul Pământului, făcând-o să se îndepărteze din ce în ce mai mult de Pământ sub acțiunea forței centrifuge crescute. Totodată, durata zilei crește, concomitent cu scăderea numărului de zile care alcătuiesc un ciclu anual (durata mișcării de revoluție rămânând constantă).

Metoda dendrocronologică. Această metodă se bazează pe numărarea „inelelor de creștere" ale arborilor din regiunile cu climat sezonier (Fig. 40). Fiecare „inel" corespunde creșterii arborelui dintr-un an. Inelele nu sunt toate asemănătoare între ele, prezentând în structura lor particularități ce corespund unor evenimente climatice sau trofice. Metoda se aplică pentru materialul lemnos subfosil, cel mult de 12-14000 de ani vechime. Se pornește de la studiul inelelor unor arbori actuali ce vor fi corelate cu inele ale unor arbori mai vechi și așa mai departe, identificându-se inelele de reper comune. De exemplu, un inel de reper al unui arbore recent va ocupa o poziție mai la interiorul tulpinii față de cea ocupată de același inel reper la un arbore mai vechi, dar care au coexistat în momentul formării inelului reper.

Fig. 40. Principiul datării dendrocronologice prin corelarea în sens invers (de la arbori în creștere la lemn fosil) a inelelor de creștere anuală; 2005, 1880, 1562, 1206 – ani recunoscuți prin caractere distinctive ale inelelor (după D. Grigorescu, 2003).

Metoda varvelor. Așa după cum inelele de creștere ale unui arbore prezintă particularități de aspect ce permit corelarea lor cu cele ale altor arbori, datându-se astfel vârsta, anumite stratificații sedimentare depuse anual, numite *varve*, pot fi corelate. Varvele sunt cupluri de două microstrate cu grosimi cuprinse între 2 cm și 2 mm, cu compoziție litologică distinctă, ce reflectă particularitățile climatice din cursul unui an. Ele sunt cuprinse în sedimentele lacustre sau lagunare din regiunile cu alternanțe climatice sezoniere: anotimp cald/rece, anotimp arid/ploios. De exemplu, în cadrul lacurilor periglaciare

postwurmiene din Scandinavia au fost evidențiate alternanțe de microstrate de culoare albă și altele de culoare închisă. Microstratul de culoare albă, mai gros (1 cm) este format din nisip cuarțos, și corespunde cu depunerea făcută în anotimpul cald, când materialul erodat este transportat și depus în lacuri. Microstratul de culoare închisă, mai subțire, are o compoziție mai fină (silto-pelitică plus material organic) și reprezintă depunerea de iarnă, când lacurile îngheață iar depunerea materialului grosier încetează; acum se depune doar materialul fin din suspensie, la care se adaugă și materialul organic de descompunere.

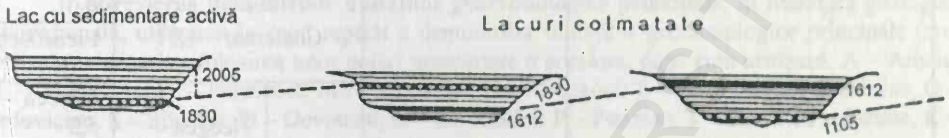


Fig. 41. Principiul datării absolute cu ajutorul varvelor lacustre. Sunt cercetate varve ale lacurilor cu sedimentare continuă și în prezent, ale căror varve bine individualizate sunt identificate, în sens invers, în lacuri mai vechi colmatate; anii menționați în figură reprezintă varve de referință (după D. Grigorescu, 2003).

Varvele prezintă particularități individuale determinate de fluctuațiile climatice anuale: o durată mai mare a unui anotimp se regăsește în grosimea microstratului respectiv. Metoda presupune continuitatea multianuală a proceselor de sedimentare și identificarea cuplurilor de microstrate cu semnificație sezonieră. Numărarea varvelor începe în lacurile în care sedimentarea continuă și în prezent, anumite varve cu caractere particulare fiind corelate cu cele asemănătoare din depuneri mai vechi din alte lacuri și așa mai departe (Fig. 41).

Metoda tefrocronologică. Rocile vulcanice se pretează la determinarea vârstelor cu ajutorul elementelor radioactive conținute. Metoda tefrocronologică constă în corelarea unor depozite sedimentare ce conțin cenuși vulcanice cu erupția vulcanică ce a generat cenușile.

Scara timpului geologic

Scara timpului geologic sau *scara geocronologică*, redată sub formă de tabel, cuprinde unități de timp fundamentale, acceptate pentru toate continentele, și unități de timp regionale, acolo unde nu s-au putut face corelări stratigrafice.

Primele scări ale timpului geologic erau bazate, în mare parte, pe studiul asociațiilor de fosile marine și pe succesiunea ciclurilor climatice marcate prin transgresiuni și regresiuni marine. Scara geocronologică modernă se bazează în

special pe datarea absolută a depozitelor sedimentare şi a altor formaţiuni geologice.

În tabelul 1 este prezentată o scară a timpului geologic elementară ce cuprinde cele mai importante unităţi geocronologice, cu specificarea epocilor doar pentru era Neozoică.

Tabelul 1. Scara geocronologică simplificată
(cifrele indică începutul unităţii geocronologice respective şi reprezintă milioane de ani)

EON		ERĂ	PERIOADĂ		EPOCĂ
PHANEROZOIC		Neozoic	Cuaternar – 1,81		Holocen – 0,01
					Pleistocen – 1,81
			Terţiar	Neogen – 23,8	Pliocen – 5,3
					Miocen – 23,8
				Paleogen – 65,5	Oligocen – 33,7
					Eocen – 55,0
					Paleocen – 65,5
		Mesozoic	Cretacic - 142		
			Jurasic – 205		
			Triasic – 250		
		Paleozoic	Permian – 292		
			Carbonifer – 354		
			Devonian - 417		
			Silurian - 440		
			Ordovician - 489		
			Cambrian - 543,3		
PROTEROZOIC - 2500	Precambrian	Proterozoic superior			
		Proterozoic mediu			
		Proterozoic inferior			
ARHAIC - 4650		Arhaic superior			
		Arhaic mediu			
		Arhaic inferior			
		Arhaic bazal			

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Întrucât subdiviziunile unităților de timp se bazează pe subdiviziuni cronostratigrafice este posibil ca unele unități de timp să aibă numai două subdiviziuni (inferior și superior), ca în cazul perioadelor Carbonifer, Permian, Cretacic și Cuaternar, și epocile Paleocen și Oligocen (după unii autori și perioada Siluriană și epoca Pliocenă).

Există și recomandarea ca termenii „inferior", „mediu" și „superior" să fie atribuiți unităților cronostratigrafice (eonothem, erathem, sistem, serie, etaj) iar pentru unitățile geocronologice (eon, eră, perioadă, epocă, vârstă) să fie folosiți termenii cu sens temporal „paleo", „meso" și „neo". Folosirea acestor termeni, justificată de altfel, poate duce însă la unele formulări mai puțin fericite ca de exemplu: „Paleomesozoic", pentru Mesozoicul inferior, sau „Neoneogen", pentru Neogenul superior. Subdiviziunile temporale principale ar mai putea fi indicate prin termenii: *timpuriu*, *mijlociu* și *târziu*.

Abrevierea denumirilor unităților geocronologice principale. În literatura geologică internațională, utilizarea în mod repetat a denumirilor unităților geocronologice principale (ere, perioade) a necesitat folosirea unor notări prescurtate a acestora, după cum urmează: A – Arhaic, Pt – Proterozoic, Pz – Paleozoic, Mz – Mesozoic, Nz – Neozoic, T – Terțiar, Cm – Cambrian, O – Ordovician, S – Silurian, D – Devonian, C – Carbonifer, P – Permian, T – Triasic, J – Jurasic, K – Cretacic, Pg – Paleogen, N – Neogen, Q – Cuaternar.

Cretacicul este prescurtat cu *K*, abrevierea *C* fiind folosită pentru Carbonifer, de la cuvântul grec *kreta* – cretă, roca de la care se trage numele perioadei (germ. – *Kreide*). În ceea ce privește Cuaternarul, prescurtarea *Q* provine din latinescul *Quaternarius* (fr. – *Quaternaire;* engl. – *Quaternary*), a patra parte a timpului geologic în clasificările geocronologice vechi.

Pentru a se indica subdiviziunea temporală *inferior* (timpuriu), *mediu* (mijlociu), *superior* (târziu), la abrevierea denumirii unității geocronologice se adaugă indicele 1, 2, respectiv 3. De exemplu, D_1 = Devonian inferior, D_2 = Devonian mediu, D_3 = Devonian superior. Acolo unde, pe criterii stratigrafice, o perioadă nu se poate separa decât în inferior (timpuriu) și superior (târziu), indicele 2 va semnifica partea a doua, superioară, a perioadei; de exemplu K_2 = Cretacic superior.

Imensul interval de timp care reprezintă vârsta Pământului este împărțit în trei unități geocronologice numite *eoni* (gr. *aion* – eternitate): Arhaic, Proterozoic și Phanerozoic. Eonul Arhaic și Eonul Proterozoic reprezintă timpul Precambrian, considerat în clasificări mai vechi ca eon aparte numit și Cryptozoic.

Inițial au fost delimitați doi eoni: Cryptozoic (Precambrian) și Phanerozoic. Precambrianul a fost însă o perioadă foarte mare de timp (4 miliarde de ani), în care condițiile generale de viață nu au fost aceleași. În primele 2 miliarde de ani ale Precambrianului (în Arhaic), mediul de viață a fost anoxic și viața reprezentată de procariote. Acum aproximativ 2,5 miliarde de ani, la începutul Proterozoicului, o dată cu dezvoltarea microorganismelor fotosintetizante, mediul de viață suportă o schimbare radicală, devenind oxigenic; tot acum apar eucariotele. Pe aceste considerente se poate accepta existența a trei eoni: Arhaic, în care mediul de viață este anoxic și populat de procariote, Proterozoic, în care mediul de viață este în esență oxigenic și dominat de eucariote, și Phanerozoic, cel mai bine documentat paleontologic.

Eonul Arhaic, cu durata de aproximativ 2,1 miliarde ani, cuprinde patru subdiviziuni cu valoare de eră: Arhaicul bazal, Arhaicul inferior, Arhaicul mediu şi Arhaicul superior.

Eonul Proterozoic, cu durata de aproximativ 2,0 miliarde ani, cuprinde trei subdiviziuni: Proterozoicul inferior, Proterozoicul mediu şi Proterozoicul superior.

Eonul Phanerozoic, cu durata de 543,3 milioane ani, este cel mai bine cunoscut geologic şi paleontologic. El cuprinde trei ere: Paleozoic, Mesozoic şi Neozoic.

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VIAȚA ÎN TIMPURILE GEOLOGICE

Istoria geologică cuprinde două mari intervale de timp: timpul Precambrian și timpul Phanerozoic.

Timpul Precambrian (-4650 – 543,3 m.a.) este prima și cea mai lungă parte din istoria geologică și a vieții pe Pământ; el nu reprezintă o unitate cu statut oficial în ierarhia geocronologică standard, dar a fost menținut, prin tradiție, ca atare. Precambrianul începe o dată cu consolidarea primei scoarțe terestre și durează până la apariția primei asociații de faună cu trilobiți (*Fallotaspis*, *Olenellus*). Precambrianul este numit și Cryptozoic (gr. *cryptos* – ascuns; *zoikos* – de viață) pentru că urmele primelor forme de viață sunt rareori conservate în stare fosilă și, în general, acestea nu formează asociații fosilifere. Precambrianul a durat 4,1 miliarde de ani (87% din vârsta Pământului) și cuprinde doi eoni: Arhaic și Proterozoic.

Eonul ARHAIC

(- 4650 – 2500 m.a.)

Arhaicul este primul eon din istoria Pământului, care a durat circa 2100 m.a. Limita inferioară a Arhaicului poate fi considerată vârsta Pământului (-4650 m.a.) dar cele mai vechi roci cunoscute sunt mai recente (aproape 4 miliarde ani). Limita Arhaic – Proterozoic, stabilită la –2500 m.a., este marcată printr-o puternică discordanță unghiulară. Limita Proterozoic – Paleozoic este trasată după criterii: 1 – *stratigrafice*, stratele fosilifere ale Cambrianului superior fiind suprapuse transgresiv peste cele cutate ale Proterozoicului superior, sau 2 – *paleontologice*, pe baza primei asociații cu trilobitul *Fallotaspis*. Datări recente ale vârstei absolute a stratelor din baza Cambrianului indică vârsta de – 543,3 m.a.

Arhaicul cuprinde patru subdiviziuni cu valoare de eră: Arhaicul bazal (-4650-3600 m.a.), Arhaicul inferior (-3600-3200 m.a.), Arhaicul mediu (-3200-2800 m.a.) și Arhaicul superior (-2800-2500 m.a.).

În acest interval de timp au avut loc procese majore la nivel planetar: consolidarea primei scoarțe terestre, formarea atmosferei, hidrosferei și, în cele din urmă, apariția vieții. Istoria timpurie a Pământului se poate împărți în două etape: o etapă pregeologică și o etapă geologică.

Etapa pregeologică a început o dată cu formarea Pământului ca planetă și a ținut până la apariția primei scoarțe consolidate (acum aproximativ 3900 m.a., de când se cunosc cele mai vechi roci magmatice). O dată scoarța terestră formată, Pământul intră în *etapa geologică* de evoluție.

Prima scoarță terestră, bazaltică, fiind foarte subțire, ceda frecvent la presiunile interne ale magmei, determinând un vulcanism accentuat. Temperatura la suprafața scoarței terestre era foarte ridicată (sute de grade Celsius). Degajarea gazelor, în procesul răcirii și consolidării scoarței terestre, ca și al vulcanismului, a dus la formarea *atmosferei*.

Compoziția primei atmosfere era apropiată de cea a gazelor rezultate din erupțiile vulcanice. Apa lipsea din compoziția atmosferei (*faza anhidră* a evoluției atmosferei). Mai târziu, când temperatura a scăzut la 374°C („punctul critic al apei"), s-au format moleculele de apă care au rămas în stare de vapori. Acum atmosfera era alcătuită din H_2, NH_3, CH_4, SO_2, CO, CO_2. Oxigenul liber lipsea, atmosfera având un caracter reducător, dovadă fiind compușii chimici incomplet oxidați: Fe_3O_4, FeS_2. Atunci când temperatura din jur a scăzut la 100° C, vaporii de apă au condensat și au căzut ploi calde timp îndelungat, care au ocupat depresiunile suprafeței Pământului. Astfel s-a format *hidrosfera* (faza oceanică primitivă) (a se vedea și pg. 266-268).

O dată cu apariția atmosferei și a hidrosferei, rocile magmatice au suferit degradări, eroziuni și depuneri care au dus la formarea primelor roci sedimentare. Din roci magmatice și sedimentare, care au suferit o puternică transformare sub influența presiunilor și temperaturilor ridicate din adâncime, au apărut rocile metamorfice (șisturi cristaline). Hidrosfera, prin capacitatea sa de dizolvare și de menținere în soluție a substanțelor minerale și a gazelor, prin omogenitate, variații mici de temperatură și prin diminuarea efectelor radiației cosmice (în special razele ultraviolete), a constituit mediul necesar apariției vieții.

Evenimente geologice. Paleogeografie. În timpul Arhaicului, cea mai mare parte a litosferei era de tip oceanic iar blocurile microcontinentale reprezentau mai puțin de 5% din suprafața lor actuală. Pe lângă procesul de magmatism, de formare de roci sedimentare și apoi de roci metamorfice, în Arhaic au existat și mișcări orogenice (înălțarea unor munți de încrețire) care au extins suprafața celor mai vechi nuclee ale scoarței terestre, numite *scuturi*: Canadian (cel mai mare), Baltic, Siberian, African (cel mai vechi), Brazilian și altele. Au avut loc și mișcări epirogenice: o mare regresiune marină, urmată de o transgresiune explică marea discordanță stratigrafică ce separă cele două timpuri precambriene. Formațiunile arhaice sunt astăzi intens metamorfozate.

Clima. Pământul s-a format ca o planetă fierbinte, pe baza energiei interne, conservată din perioada formării sale, și a impacturilor de meteoriți (Fig. 42); dovezile rocilor arată însă că el s-a răcit către un nivel „normal" către 3,7-3,8 miliarde ani, după cum sugerează rocile de această vârstă de la Isua (Groenlanda). Fizica stelară sugerează că Soarele s-a răcit, probabil cu mai mult de 30%, în timpul istoriei sale timpurii. Dacă este așa, Pământul ar fi trebuit să aibă un climat rece în Arhaic, probabil cu îngheț extins. Acest lucru ar fi fost favorabil formării de molecule organice și a vieții, chiar dacă existau numai câteva locuri destul de calde unde primele celule puteau să prospere.

Existența stromatolitelor și a unor urme cărbunoase indică perioade de climă caldă și umedă (ape calde, bogate în $CaCO_3$). Atmosfera arhaică avea un conținut în dioxid de carbon care depășea de cel puțin 100 de ori nivelul actual. Atmosfera Pământului timpuriu nu conținea oxigen

liber. Viața nu ar fi apărut pe Pământ dacă exista acest gaz. Așadar, viața de la începuturi a existat într-o lume cu puțin sau fără oxigen liber, cu siguranță mai puțin de 1%. Oxigenul liber scindează metanul dar climatul cald din Arhaic nu a fost afectat de acest proces, fiind menținut printr-un excedent de metan produs de Archaea metanogenice. Oxigenul liber existent a determinat oxidarea fierului și a altor ioni metalici („formațiunile feruginoase stratificate" de oxid feric).

Producția de metan a archaebacteriilor, cu efect de seră, ar fi putut avea un efect feed-back pozitiv, încălzind Pământul, stimulând mai mult activitatea biologică, producând și mai mult metan și așa mai departe, făcând climatul din Arhaic mai cald și ospitalier nu atât pentru Archaea cât pentru Bacteria.

Viața în Arhaic

Arhaicul a constituit etapa evoluției procariotelor anaerobe heterotrofe și apariția primelor procariote fotosintetizante. Microfosilele din Arhaic se păstrează sub formă mumificată (cu perete organic) sau ca pseudomorfoze minerale (de obicei silice). Cele mai vechi microfosile cu perete organic se cunosc de acum 2900 m.a. (Arhaic mediu) iar cele mai vechi microfosile silicifiate provin de acum 3560 m.a. (Arhaic inferior). Toate urmele de viață ale Arhaicului aparțin domeniului marin. Condițiile de viață sunt, în esență, anoxice.

Cele mai vechi indicii ale vieții cunoscute până în prezent sunt stromatolite ce aparțin *Seriei Warrawoona*, din nord-vestul Australiei, vechi de 3,5 miliarde ani; posibilele urme organice, celule separate și aglomerări celulare semnalate în cuarțitele din sud-vestul Groenlandei, vechi de 3800 m.a. sunt încă discutabile. Stromatolitele sunt depozite calcaroase cu structură lamelară fină, fiecare strat fiind format prin precipitarea carbonatului de calciu în timpul zilei, când se realiza procesul de fotosinteză. Alte stromatolite foarte vechi aparțin formațiunii Fig Tree din sudul Africii, datate la 3,4 miliarde ani. Stromatolitele reprezintă cele mai evidente fosile din primele 3 miliarde de ani de evoluție a vieții (3500-550 m.a.). Din Peninsula Kola se cunosc urme organice cu vechimea de circa 3600 m.a.

În sudul Africii (Swaziland) s-au găsit bacterii de aproape 3500 m.a. Tot în această regiune, în formațiunea Fig Tree (lângă Barberton), s-au descoperit în roci silicioase de 3300-3100 m.a. filamente cilindrice cu aspect bacterian de 0,5-0,75 microni lungime numite *Eobacterium isolatum,* și structuri globuloase, probabil alge albastre, denumite *Archaeosphaeroides barbertonensis*. De asemenea, în această formațiune s-au descoperit stromatolite. Stromatolite cu vechimea de 2900-2650 m.a. au fost descoperite și în calcare cristaline din Zimbabwe și Canada (*Cryptozoon,* Fig. 44-A, în Ontario). Urme de bacterii și alge albastre se cunosc și din roci silicioase negre din Scutul Canadian, vechi de 2800-2600 m.a.

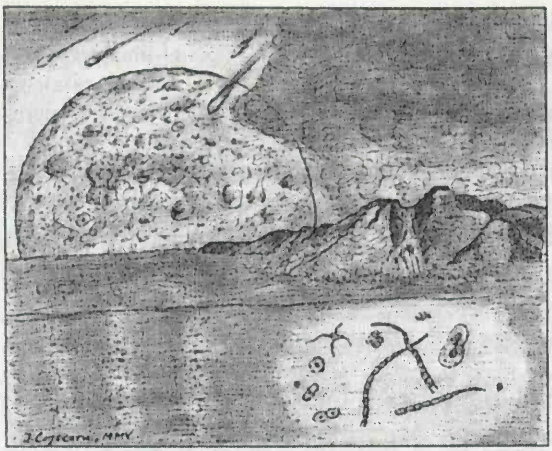


Fig. 42. Mediul în Arhaic*. Acum 4 miliarde de ani, scoarța continentală era aproape în întregime magmatică. Manifestările vulcanice intense și scurgerile de lave au dus la extinderea blocurilor continentale. Efuziunile gazoase de pe fundul oceanului cedau apei energie termică și gaze ce au contribuit la formarea atmosferei. Frecventele impacturi cu meteoriți constituiau și ele o sursă de energie pentru sintezele chimice din mediile de suprafață. Luna era de zece ori mai aproape de Pământ, iar apariția ei la orizont era impresionantă. Efecte mareice puternice se exercitau asupra oceanului și scoarței terestre care se fractura ușor, întreținând un vulcanism accentuat. În apele de suprafață, o lungă evoluție chimică a compușilor carbonului a dus la apariția primelor organisme celulare (* desenele reprezentând scene de viață aparțin autorului).

Eonul PROTEROZOIC

(-2500 – 543,3 m.a.)

Acest eon reprezintă un interval de timp de aproximativ două miliarde de ani. Limita lui inferioară (-2500 m.a.) este marcată de o puternică discordanță unghiulară ce separă stratele arhaice de cele proterozoice iar limita superioară este marcată de apariția primei asociații de faună cu trilobiți (-543,3 m.a.).

Eonul Proterozoic cuprinde trei ere: Proterozoicul inferior (-2500-1600 m.a.), Proterozoicul mediu (-1600-1000 m.a.) și Proterozoicul superior (-1000-543,3 m.a.).

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 43). În Proterozoicul inferior se consolidează scuturile continentale prin adăugarea de platforme de roci sedimentare; se formează noi creste muntoase, se înregistrează manifestări vulcanice. Magmatismul legat de orogeneze a fost mult mai intens în Proterozoicul inferior și mediu decât în cel superior. În Proterozoicul inferior, continentele devin mai mari și mai stabile, cu platforme continentale largi, cu ape puțin adânci favorabile dezvoltării stromatolitelor. Majoritatea rocilor carbonatice din Proterozoic includ stromatolite, unele dintre ele foarte dezvoltate.

În Proterozoicul mediu și cel superior iau contur marile ansambluri continentale de mai târziu. Mișcările orogenice au dat naștere Lanțului Muntos Laurențian și Lanțului Muntos Huronian (America de Nord), precum și Munților Svecofennidici și Munților Karelici din Europa. Formațiunile proterozoice cuprind roci metamorfice iar în partea lor superioară se găsesc și roci sedimentare. Acum aproximativ 1100 m.a. s-a asamblat supercontinentul Rodinia și se pare că America de Nord forma partea centrală a acestui supercontinent. În acest timp, coasta estică a Americii de Nord era adiacentă cu vestul Americii de Sud iar coasta vestică a Americii de Nord se întindea alături de Australia și Antarctida.

Acum aproximativ 750 m.a., Rodinia s-a fragmentat în două uscaturi, deschizând Oceanul Panthalassa. America de Nord s-a rotit spre sud, de la vest la est, iar jumătatea nordică a Rodiniei, compusă în primul rând din Antarctida, Australia, India, Arabia şi fragmentele continentale ce vor alcătui mai târziu China, s-a rotit în sens invers, de la est la vest. Între cele două jumătăţi ale Rodiniei s-a întins un al treilea continent – cratonul Congo, care alcătuia cea mai mare parte din partea de nord şi centrală a Africii. Spre sfârşitul Precambrianului, acum 550 m.a., cele trei continente intră în coliziune pentru a forma supercontinentul Pannotia. Formarea de munţi asociată cu această coliziune reprezintă *orogeneza pan-africană.*

Clima. În Proterozoicul inferior atmosfera conţinea puţin oxigen, dar către începutul Proterozoicului mediu prezenţa mai bogată a oxigenului este atestată de „stratele roşii" continentale de oxid feric. Dezvoltarea procariotelor în bazinele marine a dus la creşterea fixării carbonului şi eliberarea de tot mai mult oxigen în atmosferă. Fixarea carbonului în sedimente a dus la reducerea efectului de seră şi la apariţia primelor perioade glaciare.

În ceea ce priveşte climatul, există indicii asupra unui climat cald în Proterozoic: gresii roşii, stromatolite, materii cărbunoase; există şi urme glaciare: fragmente de roci (*tilite* = morene consolidate), roci striate, cu urme de eroziune glaciară etc. Prima glaciaţiune din istoria Pământului a fost cea huroniană de acum 2300 m.a. (Proterozoic inferior). În Proterozoicul superior au avut loc cel puţin patru glaciaţiuni (850, 740, 650, 579 m.a.), asociate cu regresiuni marine ample. Dovezi ale glaciaţiunilor s-au găsit pe aproape fiecare continent.

Glaciaţiunea din Precambrianul superior a fost foarte cuprinzătoare deoarece s-a întâmplat ca majoritatea continentelor să fie aproape fie de polul Nord, fie de Polul Sud.

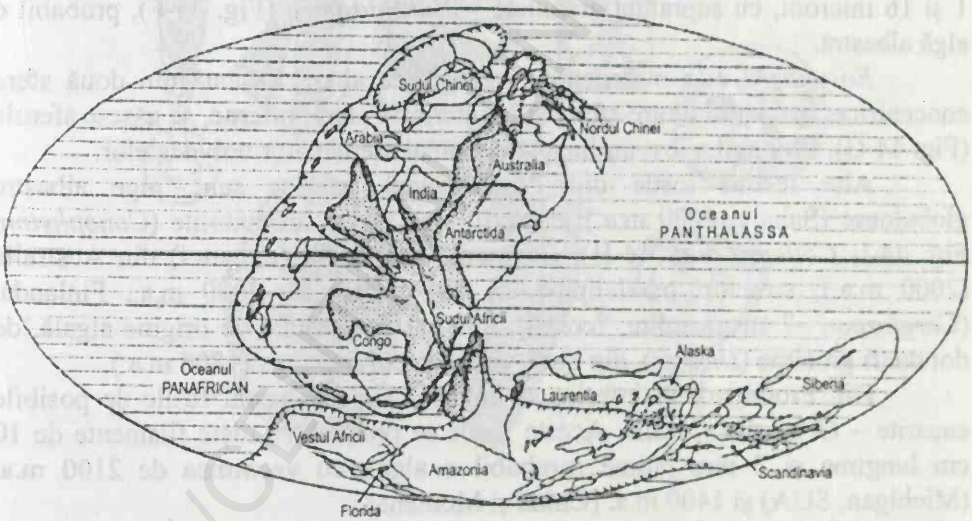


Fig. 43. Proterozoic superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 650 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viaţa în Proterozoic

Pe parcursul îndelungatului Eon Proterozoic s-au succedat o serie de etape principale ale evoluţiei vieţii, începând cu forme celulare procariote şi

până la diferențierea încrengăturilor principale de nevertebrate. Mediul de viață devine, treptat, oxigenic.

Viața în Proterozoicul inferior (-2500-1600 m.a.). În acest interval de timp s-a realizat diversificarea procariotelor autotrofe fotosintetizante, dezvoltarea stromatolitelor, viața în mediul oxigenic, apariția metabolismului aerob, apariția eucariotelor și a primelor organisme pluricelulare. Se consideră că metazoarele au apărut în intervalul 1750-650 m.a. Algele albastre proterozoice nu prezintă deosebiri morfologice vizibile față de cele actuale.

Urmele de viață cunoscute din acest interval de timp sunt mai variate decât cele din Arhaic. Ele constau în: substanțe cărbunoase de origine algală (în șisturi ardeziene grafitoase, Scutul Canadian, 2500 m.a.), bacterii (Fig. 44-B), alge albastre, și celule algale. În Formațiunea Gunflint (Scutul Canadian, 2000 m.a.) s-au identificat fosile de alge albastre filamentoase care amintesc de genul actual *Oscillatoria* (*Gunflintia,* Fig. 44-C; *Animikeia,* Fig. 44-D). De asemenea se cunosc unele forme problematice precum *Eoastrion* (Fig. 44-E), cu aspect amiboidal, cu diametrul de 8-25 microni, prevăzută cu prelungiri filiforme dispuse radiar; este probabil o bacterie de oxidare a fierului sau manganului. Tot în această formațiune s-au mai găsit forme sferoidale, cu diametrul cuprins între 1 și 16 microni, cu suprafața granulară – *Huroniospora* (Fig. 44-F), probabil o algă albastră.

Eosphaera este o structură organică ce apare formată din două sfere concentrice; în spațiul dintre sfere, și în interiorul sferei interne, se găsesc sferule (Fig. 44-G). Probabil a fost un flagelat colonial asemănător volvocalelor.

Alte resturi fosile din Proterozoicul inferior sunt: alge albastre globuloase (Sahara, 2000 m.a.); bacterii, alge verzi, stromatolite (*Conophyton,* Fig. 44-I; *Collenia,* Fig. 44-H), fragmente de micelii (ciuperci) din Australia (2000 m.a.); structuri paralelipipedice din calcare de 2000 m.a., Finlanda, (*Carelozoon* –? stromatolite, ?corali); un strat de cărbune de origine algală, de doi metri grosime (*shungit*), din nord-vestul Lacului Onega (1800 m.a.).

Din Proterozoicul inferior se cunosc cele mai vechi fosile de posibile eucarite – *Grypania spiralis*. Aceste fosile se prezintă ca niște filamente de 10 cm lungime și 2 mm lățime (probabil o algă), cu vechimea de 2100 m.a. (Michigan, SUA) și 1400 m.a. (China și Montana).

De acum 2000 m.a. (și până spre 1000 m.a.) încep să se diversifice și să fie abundente acritarchele (Acritarcha) – organisme unicelulare eucariote cu origine nesigură; majoritatea se crede că aparține algelor verzi.

Viața în Proterozoicul mediu (-1600-1000 m.a.). Proterozoicul mediu a fost timpul în care a avut loc diversificarea procariotelor autotrofe fotosintetizante, dezvoltarea eucariotelor și diversificarea organismelor

pluricelulare. Stromatolitele ating apogeul abundenței și diversității lor (1000-850 m.a.) după care intră în declin.

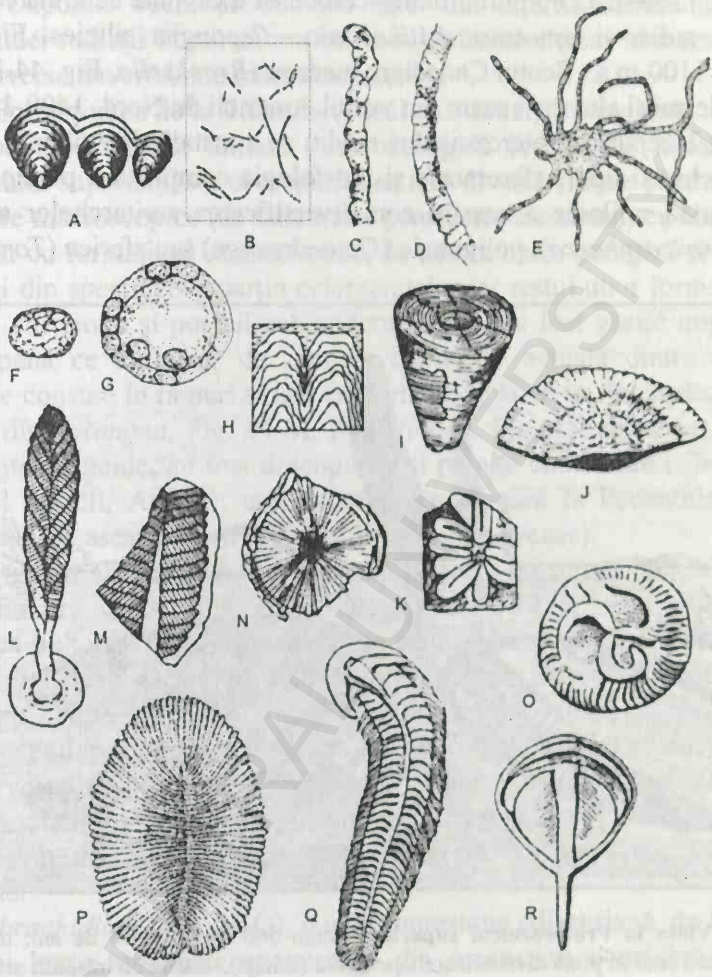


Fig. 44. Viața în Precambrian. Arhaic: A – *Cryptozoon sp.*; **Proterozoic inferior:** B – ferobacterii; C–G: microorganisme din Formațiunea de Gunflint (America de Nord); C – *Gunflintia sp.*; D – *Animikeia sp.*; E – *Eoastrion sp.*; F – *Huroniospora sp.*; G – *Eosphaera sp.*; H – *Collenia sp.*; I – *Conophyton sp.*; **Proterozoic mediu:** J – *Atikokania sp.*; K – *Brooksella sp.*; **Proterozoic superior:** L – *Charnia sp.*; M – *Rangea sp.*; N – *Cyclomedusa sp.*; O – *Tribrachidium sp.*; P – *Dickinsonia sp.*; Q – *Spriggina sp.*; R – *Parvancorina sp.* (A, B după E. Saulea, 1967; C-G după E. Barghoorn; O, Q, R după M. Glaessner, în D. Grigorescu, 1980; P după Stanley, 1986; H-N după N. Tătărâm, 1988).

Dintre urmele de viață cunoscute amintim: stromatolite sferoidale (oncolite) şi lamelare (spongiostrome), bacterii şi alge albastre (Australia, 1600 m.a.); stromatolite (*Cryptozoon*) – Colorado, 1100 m.a., alge verzi şi aurii – California, 1300 m.a.; corpuri cilindro-conice cu o cavitate centrală ce par a avea un schelet radiar şi concentric (*Atikokania* – ?spongier silicios, Fig. 44-J), în calcare de 1100 m.a., Scutul Canadian; meduze (*Brooksella,* Fig. 44-K), posibile urme de viermi şi alte metazoare din vestul Americii de Nord, 1400-1300 m.a.

La începutul Proterozoicului mediu se constată dezvoltarea asociațiilor de Acritarcha cu tipuri sferomorfe şi morfologie complexă a peretelui organic, iar din partea mijlocie a acestui eon diversificarea acritarchelor acantomorfe (*Trachyhystricosphaera*), poligonale (*Octoedryxium*) sau sferice (*Tortunema*).

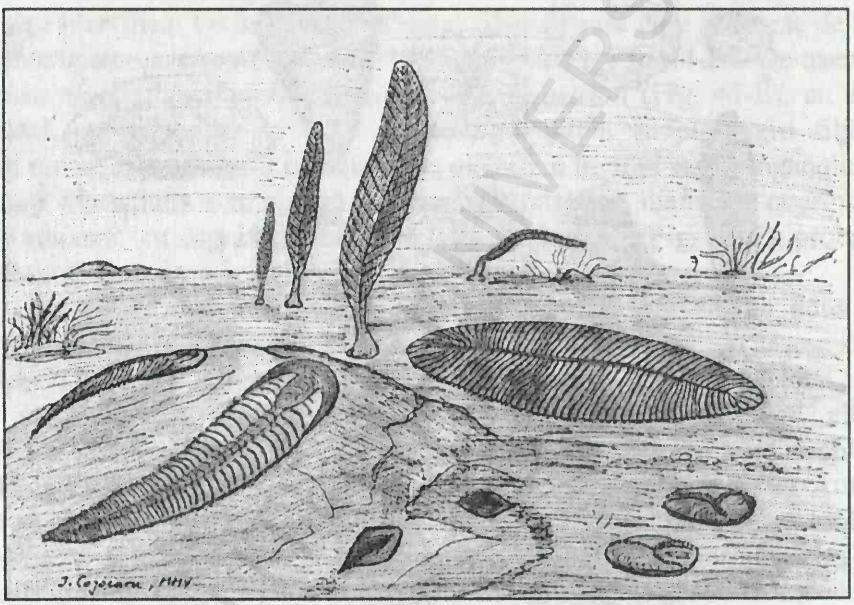


Fig. 45. Viața în Proterozoicul superior. Acum 560 de milioane de ani, organismele pluricelulare erau în plină diversificare: *Spriggina* (stânga), anelid cu trăsături artropodiene; *Pteridinium* (sus, posibil celenterat), aminteşte de penele de mare actuale; *Tribrachidium* (dreapta-jos), posibil celenterat; *Parvancorina* (jos-mijloc), un posibil artropod; *Dickinsonia* (dreapta), un posibil anelid, ce putea ajunge la lungimea de 45 cm.

Viața în Proterozoicul superior (-1000-543,3 m.a.). În Proterozoicul superior s-a înregistrat diversificarea eucariotelor, apariția reproducerii sexuate, apariția metazoarelor fără schelet şi a primelor metazoare macroscopice cu formațiuni exoscheletice (Fig. 45). Fosilele sunt în număr mai mare şi mai diversificate decât cele ce aparțin timpurilor anterioare; ele sunt însă sporadice şi

nu constituie asociații precum cele fanerozoice. Dintre acestea amintim: bacterii sulfuroase, Canada, 800 m.a.; stromatolite (*Conophyton, Collenia, Baicalia*) din Ural, Platforma Siberiană, Australia, nord-vestul Saharei, 1000-620 m.a., acritarche. Depozite vechi de 600-545 m.a. din diferite continente prezintă indicii ale unei radiații importante a microorganismelor (mai ales acritarche) și apariția a diverse nevertebrate macroscopice.

În Formațiunea de la Ediacara (sudul Australiei), cu vechime de 565-545 m.a. (perioada Vendiană, unitate geocronologică locală din ultima parte a Proterozoicului superior), s-a descoperit cea mai diversă și bine păstrată colecție de metazoare macroscopice (de talie mare pentru acele timpuri) cu corpul moale sau prevăzut cu formațiuni exoscheletice, de natură necto-pelagică și bentonică. Două treimi din specimene aparțin celenteratelor iar restul unor forme primitive de anelide, artropode și posibil echinoderme. Aici au fost găsite impresiuni în formă de pană ce amintesc de „penele de mare" actuale dintre octocorali; impresiunile constau în ramuri striate ce pornesc de la un ax, în capătul căruia se găsește un disc (*Rangea,* Fig. 44-M; *Pteridinium,* Fig. 45; *Arborea*). Astfel de fosile, numite rangeide, au fost descoperite și pe alte continente (*Charnia*, Fig. 44-L, sudul Africii, Anglia); unii autori le încadrează la Pennatularia, dintre octocorali, alții le aseamănă cu algele brune (Phaeophyceae).

Spriggina (Fig. 44-Q) este una dintre cele mai remarcabile fosile de la Ediacara. Ea are corpul format din aproximativ 40 de segmente, prezintă parapode (ca polichetele) dar capul are un aspect artropodian, fiind acoperit de un scut chitinos prevăzut cu două prelungiri laterale îndreptate posterior ca la trilobiți. Prin aceste caractere *Spriggina* are afinități cu anelidele, dar și cu artropodele, fiind însă clasificată printre anelide (nu are apendice articulate).

Parvancorina (Fig. 44-R) este un alt reprezentant al faunei de Ediacara. Impresiunea aparține în mod sigur unui artropod. Corpul este romboidal și susținut de un ax care se prelungește posterior ca un spin, amintind de merostomate.

Tribrachidium (Fig. 44-O), o altă impresiune ediacariană, de forma unui disc cu trei brațe torsionate ce pornesc din centru; se consideră că este o impresiune de meduză. De asemenea, la Ediacara au fost descrise meduze (*Ediacara, Medusinites*, *Cyclomedusa* – Fig. 44-N), un posibil vierme anelid – *Dickinsonia* (Fig. 44-P).

Fosilele de la Ediacara (circa 1400 specimene) indică o biocenoză bine conturată, adaptată la viața marină litorală, de mică adâncime.

Perioada Vendiană, care a cuprins aproximativ 50 m.a. înainte de Cambrian, reprezintă timpul în care s-au diferențiat principalele încrengături ale regnului animal.

Paleoecologia Precambrianului

Procesele geologice, chimice şi biologie produse în Precambrian (Fig. 46) sunt de importanţă capitală în înţelegerea condiţiilor actuale de viaţă. Mediul în care s-au desfăşurat primele etape ale biogenezei a fost cel acvatic – dovadă fiind rocile silicioase (cherturi) cu cele mai vechi urme de viaţă în care sursa de silice (SiO_2) o reprezentau erupţiile submarine. Mediul hidrosferei şi atmosferei primare era anoxic, fapt dovedit prin prezenţa celor mai vechi urme de viaţă prinse în roci sedimentare ce conţin compuşi chimici incomplet oxidaţi: magnetit (Fe_3O_4), uraninit (UO_2), compuşi reduşi ai fierului ca pirita (FeS_2), care nu se pot forma decât în absenţa oxigenului liber.

Formaţiunile feruginoase stratificate

În intervalul 3500-2000 m.a. apar depozite sedimentare de origine marină ce conţin strate bogate în oxid feric (hematit – Fe_2O_3). Apariţia compuşilor oxidaţi ai fierului este considerată o dovadă a transformării caracterului chimic din reducător în *oxidant*, mai întâi al hidrosferei, apoi şi al atmosferei. Acest fapt este datorat apariţiei fotosintezei oxigenice, care a permis acumularea de O_2 în apa oceanului şi în atmosferă.

În mediul marin, organismele fotosintetizanze consumă dioxidul de carbon şi eliberează oxigen molecular, cu o creştere simultană a pH-lui. Se consideră că acumularea crescândă a oxigenului molecular în mediu a creat o situaţie critică pentru organismele fotosintetizante: intoxicarea lor. Într-adevăr, organismele primare fotosintetizante erau adaptate la viaţa anaerobă, fotosinteza asigurându-le nutriţia iar oxigenul molecular era eliminat ca produs secundar. Mediul oxigenic, necunoscut acestor organisme, era practic toxic. Depăşirea acestui moment critic în evoluţia vieţii s-a produs, se pare, prin convertirea fierului bivalent (feros) din soluţii, în fier trivalent (feric), prin adiţionarea moleculelor de oxigen din apă. Oxidul feric rezultat este insolubil şi a precipitat, la o valoare a pH-ului de 7,5-8, fiind înglobat în masa sedimentelor:

$$4\ Fe^{++} + O_2 + 8\ OH^- \rightarrow 2\ Fe_2O_3 + 4\ H_2O$$

Acest consum de O_2 este dovedit de prezenţa stratelor roşii de oxid feric (hematit). Între timp, procariotele s-au adaptat, sub acţiunea selecţiei naturale, la mediul oxigenic, dobândind mijloacele necesare vieţuirii în asemenea condiţii. S-au dezvoltat membrane intracelulare, au apărut mecanisme de protecţie enzimatică a celulelor, s-a realizat organizarea celulară eucariotă.

La începutul Proterozoicului (în jur de 2,5 miliarde ani în urmă) s-au format acumulări masive de roci bogate în oxizi de fier – *formațiunile feruginoase stratificate* (FFS sau BIF – Banded Iron Formations, sau BHQ – Banded Hematite Quartzite). Aceste formațiuni cuprind roci sedimentare dispuse, mai ales, în secvențe mai vechi de 1,8 miliarde ani. Ele sunt compse din fâșii de oxid de fier (hematit, uneori și magnetit) ce alternează cu *cherturi* (roci formate din particule microscopice de siliciu – SiO_2), uneori într-o repetiție de milioane de ori în benzi microscopice. Conținutul în fier al FFS este ridicat, peste 60%. Nici un depozit de fier de acest tip nu se formează astăzi, dar se pot face presupuneri despre condițiile în care ele s-au format. Aceste formațiuni feruginoase sunt rezultatul unei activități biologice; ele sunt un subprodus al fotosintezei.

Chimia apei de mare de pe un Pământ sărac în oxigen diferă mult de cea de astăzi. Astăzi, practic nu există fier dizolvat în apa oceanică. Fierul se dizolvă însă ușor în apa care nu conține oxigen. Chiar și astăzi, în apele sărace în oxigen de pe fundul Mării Roșii, fierul este de 5000 de ori mai bogat față de nivelul normal. Așadar, oceanele din Arhaic trebuie să fi conținut o mare cantitate de fier dizolvat, ca și de siliciu. Siliciul s-a depozitat mai mult sau mai puțin continuu pe fundul mărilor arhaice formând straturi de cherturi, în special în ariile care nu aveau un aport ridicat de mâl și nisip dinspre uscat. Formarea unuia dintre straturile de oxid de fier din cadrul FFS s-a putut realiza numai într-un ocean lipsit de oxigen liber, dar cu o cantitate de fier dizolvat. Apoi, un fenomen oxidativ uriaș a precipitat fierul pe fundul mării. După ce procesul oxidativ a încetat, oceanul a devenit din nou lipsit de oxigen și s-a încărcat cu fier dizolvat, după care procesul s-a reluat.

Fierul depus sezonier în FFS putea avea origine anorganică sau organică, fiind produs în cazul din urmă de bacterii. Au existat, deci, perioade ocazionale sau regulate de formare de minereu de fier ce au alternat cu un proces general de formare de cherturi. Între episoadele depunerii de fier, acesta era acumulat prin eroziune râurilor sau din efuziunile vulcanice de pe fundul mării.

Producerea de FFS a înregistrat un apogeu acum aproximativ 2,5 miliarde de ani, apoi a scăzut continuu până acum 1,8 miliarde ani. Pe măsură ce formarea FFS a diminuat, atmosfera și oceanele au început să acumuleze permanent mici cantități de oxigen liber. FFS sunt rare după 2,0 miliarde ani, pe măsură ce nivelul oxigenului în oceane a atins un nivel destul de ridicat; acum apa de mare nu a mai putut purta fier dizolvat iar FFS nu s-au mai putut forma, exceptând unele bazine izolate. Formațiunile feruginoase stratificate precambriene sunt, așadar, expresia geochimică a vieții din partea de mijloc a Precambrianului.

FFS sunt depozitate în fâșii care pot fi urmărite pe sute de kilometri, deci ele s-au depus uniform sau cel puțin continuu, pe suprafețe mari. Acest lucru ar putea semnifica faptul că bacteriile fotosintetizante pluteau deasupra suprafeței oceanului și nu trăiau doar limitate în zonele cu stromatolite, în ape puțin adânci din jurul marginilor continentelor din Arhaic. Chiar și așa, stromatolitele au cunoscut o înflorire masivă, putând genera cantități importante de oxigen.

B.C.U. "M. EMINESCU" IAȘI

Astăzi se cunoaşte, probabil, doar o mică fracţiune din FFS formate odată pe fundul mărilor precambriene, deoarece majoritatea scoarţei oceanice se reciclează în interiorul Pământului. Dar chiar şi cantitatea rămasă este impresionantă. FFS constituie mii de metri de roci în anumite arii şi conţin de departe cele mai mari depozite de fier de pe Pământ. Cel puţin 640 miliarde de tone de FFS s-au depus între 2,5 şi 2,0 miliarde ani (în medie 0,5 milioane tone pe an). În prezent, FFS constituie sursa principală de minereu de fier a lumii.

Mediul oxigenic

Apariţia FFS la începutul Proterozoicului dovedeşte creşterea cantităţii de oxigen liber din mediu, ca urmare a fotosintezei oxigenice. Noile condiţii au influenţat în mod fundamental fiziologia, structura şi evoluţia organismelor.

Există şi alte dovezi geologice, pe lângă FFS, care confirmă oxigenarea atmosferei şi a oceanelor de timpuriu, în Proterozoic. Mineralul de uraniu, uraninit (UO_2), nu poate exista mult timp dacă este expus la oxigen şi nu a fost găsit în roci mai tinere de 2,3 miliarde de ani. Izotopii sulfului în roci indică o creştere a cantităţii de sulfaţi, iar producerea de metan de către Archaea a scăzut, metanul produs fiind rapid scindat de oxigenul liber. Această schimbare s-a înregistrat între 2,4 şi 2,1 miliarde ani, probabil cu o foarte rapidă schimbare în jurul vârstei de 2,3 miliarde ani. Scăderea nivelului metanului în atmosferă a răcit suprafaţa Pământului şi există dovezi ale unei mari glaciaţiuni între 2,4 şi 2,2 miliarde ani.

Respiraţia aerobă. Pe măsură ce cyanobacteriile au produs un antidot biochimic contra acţiunii otrăvitoare a oxigenului, ele au avut posibilitatea de a controla şi apoi de a folosi oxigenul într-un nou proces – *respiraţia* (oxidarea biologică). Folosind oxigenul pentru a desface produşii de reacţie până la dioxid de carbon şi apă, o celulă poate obţine prin respiraţie de 18 ori mai multă energie dintr-o moleculă de zahar decât prin fermentaţie. Fermentaţia are produşi de reacţie, precum acidul lactic sau alcoolul etilic, care încă deţin energie în legăturile lor chimice.

Cyanobacteriile pot realiza fotosinteza la lumină şi respira la întuneric. Pentru a face acest lucru ele trebuie să fie capabile să stocheze oxigenul într-o stare stabilă, netoxică, timp de mai multe ore. Cel mai timpuriu succes al cyanobacteriilor a reflectat probabil controlul lor asupra oxigenului, care le-a dat un supliment energetic abundent şi consistent în două moduri diferite: prin utilizarea apei la fotosinteză (fotosinteza oxigenică), şi prin scindarea moleculelor hrană, cu precădere prin respiraţie şi nu prin fermentaţie.

Dacă cyanobacteriile au realizat acest succes fiziologic, de a obţine energie într-un proces ce presupune eliminarea oxigenului molecular ca produs de reacţie, atunci se pune întrebarea de ce oceanul şi atmosfera nu s-au îmbogăţit rapid în oxigen? Rocile arată că volumul stromatolitelor nu a crescut în mod deosebit până la începutul Proterozoicului (aproximativ 2,5 miliarde ani), iar producerea de FFS nu a atins un nivel ridicat până la acea dată. Alte dovezi arată

că nu a fost încă oxigen liber în atmosferă şi ocean până, probabil, acum 2,3 miliarde ani. Mai mult, oxigenul nu a atins încă nivelurile moderne până acum probabil 500 m.a.

Un motiv al existenţei mult timp a unui nivel scăzut al oxigenului liber este acela că oxigenul putea fi folosit înainte de a fi eliminat în aer sau apă. Oxigenul reacţionează cu sulfiţii şi compuşii fierului şi formează sulfaţi şi oxizi de fier. Întrucât oceanele primitive erau saturate cu asemenea compuşi, aceste reacţii au implicat aproape fiecare moleculă suplimentară de oxigen produsă pe Pământul tânăr. A trebuit să treacă 3 miliarde de ani (de la 3500 la 500 m.a.) până când cantităţi mari de oxigen s-au acumulat în aer şi în apă. Totodată, după moartea bacteriilor fotosintetizante, materia lor celulară era oxidată până la producerea de CO_2 de propriul oxigen eliberat în mediu de ele, astfel că oxigenul liber avea o existenţă scurtă ca atare în ocean sau atmosferă.

Un alt motiv al nivelului scăzut al oxigenului liber este acela că fotosinteza (şi producerea de oxigen) a fost mult mai înceată decât ne imaginăm. Fotosinteza nu se realizează doar în condiţii de lumină, apă şi dioxid de carbon: plantele sau bacteriile au nevoie şi de nutrimente. În multe medii, fosforul este nutrimentul limitant. Fosforul provine mai ales din scoarţa continentală iar continentele Arhaicului erau mici. Aşadar, stocurile de fosfor puteau fi limitate, mai ales în largul întinselor suprafeţe oceanice. În plus, mineralele ce conţin fier absorb fosforul pe măsură ce ele se formează, astfel că FFS au înglobat o cantitate mare de fosfor ca şi de fier. Lipsa fosforului ar fi încetinit dezvoltarea cyanobacteriilor, fapt ce ar fi dus la diminuarea fotosintezei şi a producerii de FFS. Creşterea acţiunii agenţilor externi şi a eroziunii ar fi oferit noi cantităţi de fier şi de fosfor în apa oceanică, iniţiind o etapă de formare de noi FFS care au absorbit fosforul şi fierul. Rezultatul a fost încetinirea în mod dramatic a oxigenării Pământului, precum şi producerea de cicluri uriaşe de formare a FFS.

Fotosinteza produce oxigen aproape de suprafaţa oceanului, deoarece aici penetrează lumina şi apele sunt mai calde. În prezent se găsesc frecvent în ocean ape de suprafaţă care coboară, transportând oxigen în aproape întregul ocean planetar. În Proterozoic, apele adânci erau încă bogate în fier dizolvat, siliciu şi sulfit, şi populate cu bacterii şi metanogene, pe când apele de suprafaţă conţineau fotosintetizanţi şi microorganisme tolerante ale oxigenului. Într-o asemenea lume, episoadele ocazionale de coborâre a apelor de suprafaţă ar fi dus la formarea de FFS, mult timp după oxigenarea suprafeţei oceanice.

Pe uscat, prezenţa pentru prima dată a oxigenului în aer ar dus la oxidarea oricărui mineral cu fier expus la suprafaţa Pământului, prin eroziune. Râurile s-ar fi înroşit pe măsură ce străbăteau suprafaţa Pământului, înainte ca vegetaţia terestră să invadeze uscatul. Pe uscat, şi în apele puţin adânci, s-au format aşa numitele „strate roşii" (*red-beds*) sau sedimente ce conţin fier oxidat, vechi de aproape 2,3 miliarde ani.

Fixarea azotului molecular. Procariotele arhaice s-au adaptat să fixeze azotul atmosferic cu ajutorul unei enzime – *nitrogenaza*. Dar, oxigenul liber inactivează rapid şi ireversibil această enzimă, producând o criză în dezvoltarea acestor organisme. În consecinţă, unele microorganisme fixatoare de N_2 s-au adaptat la habitate anaerobe, în timp ce altele au format structuri sau mecanisme biochimice de protecţie a nitrogenazei faţă de efectul nociv al O_2.

Cyanobacteriile fixatoare de azot au format celule specializate pentru fixarea N_2 – *heterochişti*, în care protecţia sistemului nitrogenazic este asigurată prin mai multe adaptări: perete celular gros, strat mucilaginos care împiedică difuziunea oxigenului, prezenţa unor enzime care trec rapid oxigenul liber în diverse combinaţii, şi, mai ales, lipsa unor pigmenţi esenţiali pentru fotosinteză, deci incapacitatea de a produce oxigen. Heterochişti se cunosc de acum 2,2 miliarde de ani, dovadă că atunci exista suficient O_2 liber.

Asimilarea azotului molecular de către bacterii se realizează în urma unei reacţii de reducere. Molecula de azot vine în contact cu suprafaţa complexului enzimatic al nitrogenazei şi se reduce, cu participarea energiei eliberată de ATP, formând amoniac:

$N_2 + AH_2 + ATP \rightarrow NH_3 + A + ADP + P$, în care AH_2 este o substanţă donatoare de electroni, iar A reprezintă forma ei oxidată.

Eucariotele, apărute acum mai bine de 2 miliarde de ani, perfecţionînd adaptarea la mediul oxigenic, au pierdut capacitatea de a fixa N_2, care a rămas o proprietate exclusivă a procariotelor. Toate aceste schimbări justifică termenul de *revoluţie a oxigenului* pentru evenimentele de acum 2,3-2,2 miliarde ani, care au marcat o schimbare radicală a condiţiilor de viaţă de pe Pământ. Revoluţia oxigenului a schimbat chimismul atmosferei Pământului, uscatului şi apei pentru totdeauna.

Apariţia stratului de ozon al atmosferei. Un rezultat indirect al acumulării oxigenului molecular în mediu a fost vital pentru evoluţia viitoare a lumii vii. Radiaţia solară acţionează asupra oricărui atom de oxigen liber din stratul superior al atmosferei producând ozon (O_3), datorită căruia suprafaţa uscatului şi a apei au fost de acum protejate de acţiunea distrugătoare a radiaţiei UV. Organismele au putut astfel evolua spre forme mult mai complexe decât bacteriile sau Archaea – eucariotele. Totodată, s-a creat premisa dezvoltării vieţii pe uscat.

Intensificarea sedimentării calcaroase. Sub influenţa O_2 din atmosferă „stratele roşii", bogate în oxizi ferici, apar şi în domeniul continental începând de acum 2 miliarde de ani, în timp ce în mediul oceanic formarea acestor strate se restrânge mult. În schimb, în depozitele oceanice mai noi de 2 miliarde de ani se constată acumularea intensă a rocilor calcaroase, reprezentate până atunci numai de stromatolite. Amploarea sedimentării calcaroase, ce a urmat apariţiei eucariotelor fotosintetizante, este o consecinţă directă a scăderii cantităţii de CO_2 din apa oceanelor, ca urmare a folosirii acestuia în procesul de fotosinteză. Diminuarea continuă a cantităţii de CO_2 în mediul acvatic a permis creşterea pH-ului la valori în jur de 7,5, făcând posibilă precipitarea carbonatului de calciu din bicarbonaţii aflaţi în soluţie:

$$Ca(HCO_3)_2 \rightarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

Carbonatul de calciu va constitui un material important în dezvoltarea învelişurilor protectoare ale multor organisme marine.

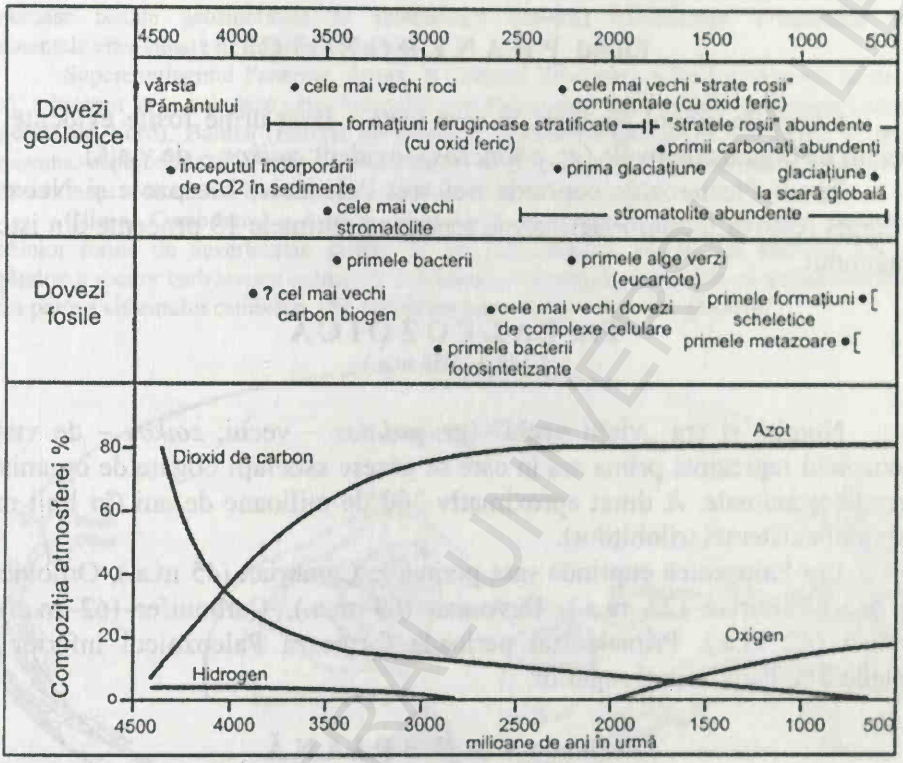


Fig. 46. Principalele evenimente geologice, chimice şi biologice din Precambrian (modificat de C. Scotese, 2002, după P. Brimblecombe şi T. D. Davies, 1981).

Apariţia formaţiunilor exoscheletice. Primele organisme pluricelulare nu dispuneau de organe respiratorii specializate, schimbul de gaze făcându-se la suprafaţa corpului. Din acest motiv ele erau, în general, lipsite de formaţiuni exoscheletice. La sfârşitul Proterozoicului, ca urmare a creşterii continue a conţinutului de oxigen în apa mării, a perfecţionării sistemului circulator şi a dezvoltării unor organe respiratorii specializate (branhiile), a devenit posibilă apariţia unor structuri scheletice minerale (calcaroase, calcaro-fosfatice, silicioase) care asigurau o mai bună protecţie a corpului şi o rezervă de săruri pentru organism.

Pe măsura dezvoltării biosferei, extragerea carbonaților din bicarbonați trece tot mai mult în seama organismelor producătoare de *exoschelete*. Apariția acestor metazoare, cu formațiuni dure la exteriorul corpului, a anunțat trecerea vieții spre eonul „vieții evidente", mai bine păstrate în stare fosilă, sau Eonul Phanerozoic.

Eonul PHANEROZOIC

Cuprinde timpul geologic în care viața a lăsat urme fosile evidente, cu asociații de organisme fosile (gr. *phaneros* – evident; *zoikos* – de viață).

Eonul Phanerozoic cuprinde trei ere: Paleozoic, Mesozoic și Neozoic. Ca durată relativă, Eonul Phanerozoic reprezintă ultimele 13 procente din istoria Pământului.

Era PALEOZOICĂ
(-543,3 - 250 m.a.)

Numită și era „vieții vechi" (gr. *palaios* – vechi; *zoikos* – de viață), Paleozoicul reprezintă prima eră în care se găsesc asociații bogate de organisme vegetale și animale. A durat aproximativ 300 de milioane de ani (în linii mari intervalul existenței trilobiților).

Era Paleozoică cuprinde șase perioade: Cambrian (45 m.a.), Ordovician (60 m.a.), Silurian (23 m.a.), Devonian (63 m.a.), Carbonifer (62 m.a.) și Permian (42 m.a.). Primele trei perioade formează Paleozoicul inferior iar celelalte trei, Paleozoicul superior.

Perioada CAMBRIANĂ
(-543,3 - 489 m.a.)

Denumirea perioadei (Sedgwick, 1833) vine de la numele roman al Țării Galilor – *Cambria* (actualul Wales), din sudul Angliei unde se găsește stratotipul sistemului respectiv.

Delimitat în linii mari, pe criterii paleontologice, Cambrianul a ținut de la apariția trilobiților și până la apariția graptoliților (aproximativ 45 m.a.).

Mult timp, limita inferioară a Cambrianului a fost situată la -570 m.a. Mai recent, analize ale raportului uraniu-plumb din strate cu cenuși vulcanice din baza Cambrianului au stabilit limita între Precambrian și Cambrian între 550 și 530 m.a. iar limita superioară a Cambrianului între 510 și 489 m.a. S-a stabilit, de către majoritatea autorilor, ca limita inferioară a Cambrianului să fie fixată la -545 m.a. (J. Ogg *et al.*, 1995) sau 543,3 (Haq *et al.*, 1998; Remane *et al.*, 2000). Marja de eroare pentru datările din Cambrian este cuprinsă între 1-7 m.a. Fauna mai veche de această limită,

ce aparţine intervalului 600–543,3 m.a., incluzând şi fosilele de la Ediacara (Australia), a fost separată în Vendian – ultima perioadă (regională însă) a Proterozoicului superior.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 47). Cambrianul a fost o perioadă relativ liniştită din punct de vedere tectonic, cu puţine mişcări orogenice. Au existat şi mişcări de coborâre şi ridicare a ariilor continentale care au determinat transgresiuni şi regresiuni marine. În numeroase bazine geosinclinale se acumulează depozite sedimentare. Principalele mase continentale erau situate în Emisfera Sudică.

Supercontinentul Pannotia, format la sfârşitul Precambrianului (aproximativ acum 600 m.a.), a început să se scindeze către începutul erei Paleozoice. Între vechile continente Laurentia (America de Nord), Baltica (Europa de Nord) şi Siberia s-a format un nou ocean – Iapetus. Gondwana, supercontinentul care s-a asamblat în timpul orogenezei pan-africane, a fost cel mai mare continent al timpului, întinzându-se de la Ecuator la Polul Sud.

Clima. Cambrianul a avut o climă caldă şi uniformă care a favorizat dezvoltarea diferitelor forme de nevertebrate marine în ape puţin adânci, litorale; ca mărturie stă larga răspândire a rocilor carbonatice oolitice şi dolomitice, evaporitele, şi recifele cu archaeociatide din prima parte a sistemului cambrian. Din Cambrian nu se cunosc depozite glaciare.

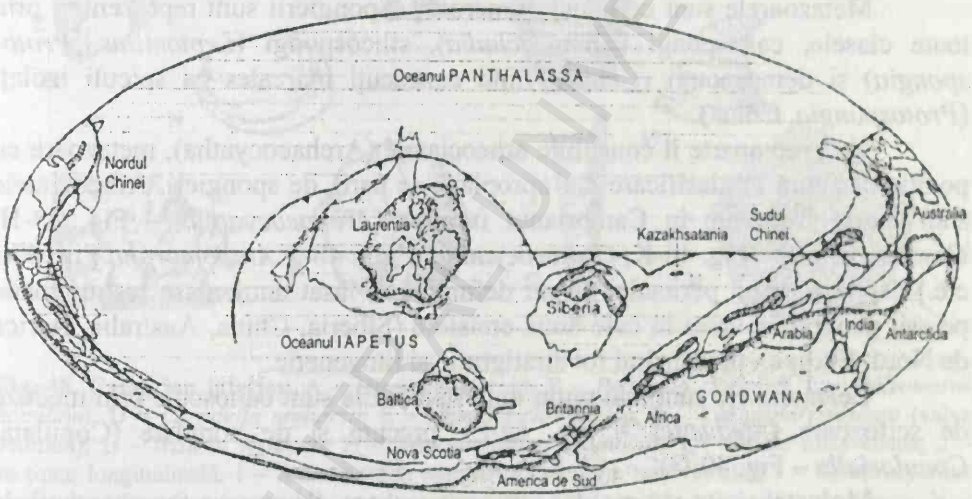


Fig. 47. Cambrian. Reconstituire paleogeografică pentru acum 514 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viaţa în Cambrian

Din această perioadă se cunosc fosile numai de organisme marine (Fig. 50). Cu toate că durata acestei perioade este relativ scurtă, ea este caracterizată printr-o diversificare intensă, comparativ cu Proterozoicul terminal, a diverselor grupe de nevertebrate, fapt ce a reprezentat aşa-numita „explozie cambriană".

Flora

În Cambrian flora este slab dezvoltată, fiind constituită mai ales din alge albastre coloniale (Cyanophyceae) care au lăsat depozite calcaroase caracteristice – stromatolite. Stromatolitele au o mare dezvoltare din Cambrianul din China şi Maroc. Mai puţin frecvente sunt algele verzi (Chlorophyceae) şi alge roşii (Rhodophyceae: *Anomalophycus,* Cambrian superior). În numeroase regiuni sunt semnalate asociaţii de spori. Nu se cunoaşte o floră terestră.

Fauna

Fauna cambriană cuprinde reprezentanţi ai tuturor încrengăturilor, fapt care sugerează o îndelungată evoluţie anterioară, precambriană, mai puţin înregistrată în starea fosilă.

Protozoarele sunt cunoscute prin foraminifere cu test arenaceu şi prin radiolari. Acestea sunt relativ puţine şi lipsite de importanţă stratigrafică sau litogenetică.

Metazoarele sunt cele mai numeroase. Spongierii sunt reprezentaţi prin toate clasele, calcispongi (*Camarocladia*), silicospongi (*Leptomitus*, *Protospongia*) şi demospongi (*Choia*), fiind cunoscuţi mai ales ca spiculi izolaţi (*Protospongia*, China).

Un grup aparte îl constituie arheociatele (Archaeocyatha), metazoare cu poziţie nesigură în clasificare dar apropiate, se pare, de spongieri. Arheociatele sunt foarte frecvente în Cambrianul inferior (*Archaeocyathus* – Fig. 48-H, *Coscinocyathus* – Fig. 48-K, *Cambrocyathus* – Fig. 48-J, *Anthomorpha* Fig. 48-I etc.) dar la sfârşitul perioadei dispar definitiv; au lăsat numeroase resturi fosile pe arii geografice vaste în cele două emisfere (Siberia, China, Australia, Africa de Nord, Europa), prezentând rol stratigrafic şi litogenetic.

Celenteratele sunt mai puţin importante. Ele sunt cunoscute prin meduze de scifozoare (*Medusites* – Fig. 48-P), precum şi de conulate (Conulata: *Conulariella* – Fig. 49-G).

Moluştele sunt variate dar puţin numeroase. Se cunosc reprezentanţi de monoplacofore (*Scenella* – Fig. 48-L), gastropode cu cochilia slab torsionată apical (*Oelandia* – Fig. 48-M), bivalve (*Fordilla* – Fig. 48-N) şi cefalopode. Primele cefalopode sunt de tip nautiloideu, cu cochilia ortoconă şi de mici dimensiuni (Ellesmerocerida: *Plectronoceras* – Fig. 49-Q). Se mai cunosc cochilii alungite, conice (*Hyolithes* – Fig. 48-Q), ce au aparţinut probabil pteropodelor (gastropode adaptate la viaţa pelagică).

Prezenţa viermilor anelizi este indicată de urme de târâre, urme de perforare perpendiculare pe strat şi galerii atribuite polichetelor (*Canadia* – Fig. 49-H, *Scolithus* – Fig. 48-O).

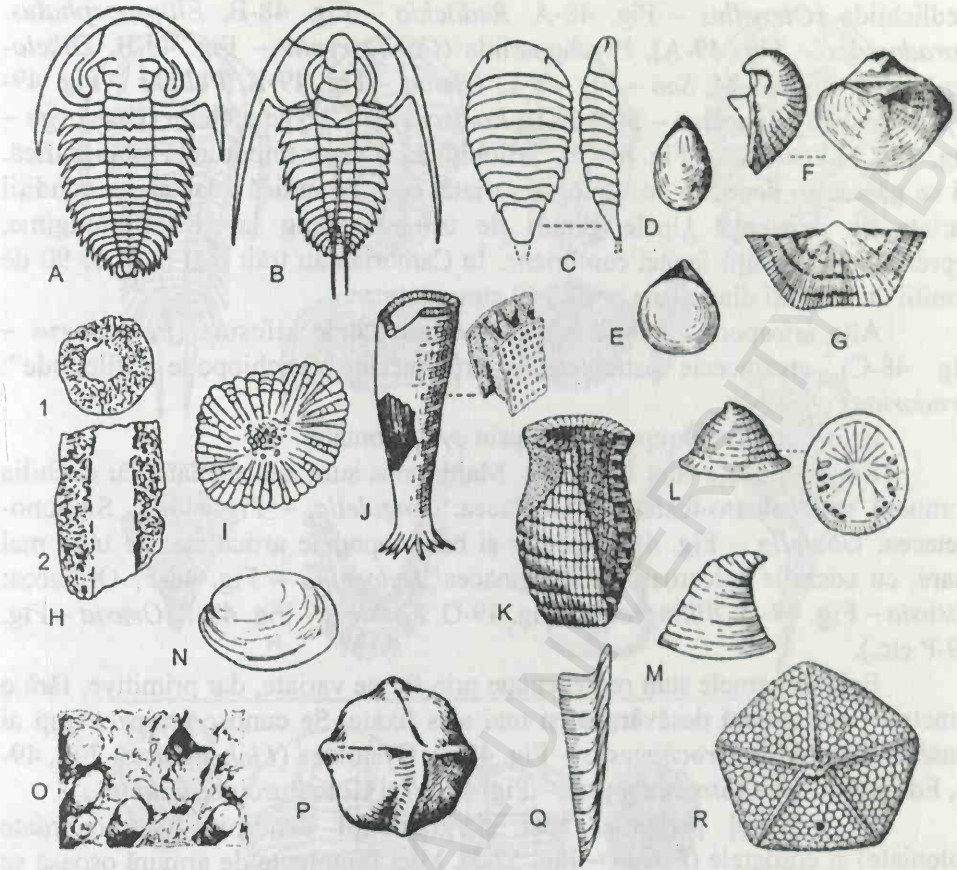


Fig. 48. Cambrian inferior. A – *Olenellus kjerulfi*; B – *Redlichia chinensis*; C – *Paleomerus hamiltoni*; D – *Lingulella nathorsti*; E – *Obolella chromatica*; F – *Kutorgina cingulata* (valva ventrală); G – *Nisusia festinata*; H – *Archaeocyathus atlanticus*: 1 – secțiune transversală; 2 – secțiune longitudinală; I – *Anthomorpha margarita* (secțiune transversală); J – *Cambrocyathus profundus*; K – *Coscinocyathus sp.*; L – *Scenella reticulata*; M – *Oelandia acuticosta*; N – *Fordilla troyensis*; O – *Scolithus sp.*; P – *Medusites lindströmi*; Q – *Hyolithes sp.*; R – *Stromatocystis pentangularis* (A, B, D-F, J, L, M,P, Q după E. Saulea, 1967; C după L. Størmer, 1955, H, I după V. Okulitch, 1955; K, N, O după N. Tătărâm, 1988; R după Bather, în J. Piveteau, 1953).

Artropodele sunt reprezentate în special prin trilobiți, care au avut o largă răspândire în Cambrian (în ariile pericontinentale) și care prezintă o importanță deosebită în biozonarea Cambrianului.

Trilobiții cambrieni se caracterizează prin următoarele trăsături importante: număr mare de segmente toracice, pigidium mic, glabela segmentată, ochi, în general, puțin dezvoltați, lipsa capacității de înrulare. Ei aparțin ordinelor

Redlichiida (*Olenellus* – Fig. 48-A, *Redlichia* – Fig. 48-B, *Ellipsocephalus*, *Paradoxides* – Fig. 49-A), Ptychopariida (*Conocoryphe* – Fig. 49-B, *Dikelocephalus* – Fig. 49-M, *Sao* – Fig. 49-E, *Olenus* – Fig. 49-K, *Peltura* – Fig. 49-N), Agnostida (*Agnostus* – Fig. 49-L, *Eodiscus*) şi Corynexochida (*Dorypyge* – Fig. 49-C, *Olenoides* – Fig. 49-D). Trilobiţii au o mare importanţă stratigrafică. Ei se găsesc în depozite cu litologie variată, ceea ce indică adaptări la condiţii variate de existenţă. Unele genuri de trilobiţi ajung la 18 cm lungime, reprezentând giganţii faunei cambriene. În Cambrian au trăit mai mult de 90 de familii de trilobiţi dintre cele peste 140 cunoscute.

Alte artropode cambriene sunt merostomatele xifosure (*Paleomerus* – Fig. 48-C), crustaceele ostracode şi crustaceele branchiopode („filopode": *Bradorina*).

Briozoarele sunt reprezentate prin cyclostomate.

Brachiopodele sunt frecvente. Majoritatea sunt nearticulate, cu cochilia cornoasă sau calcaro-fosfatică (Obolacea: *Lingulella* – Fig. 48-D; Siphonotretacea: *Obolella* – Fig. 48-E). Apar şi brachiopodele articulate, de talie mai mare, cu cochilie calcaroasă (Kutorginacea: *Kutorgina* – Fig. 48-F; Orthacea: *Nisusia* – Fig. 48-G, *Billingsella* – Fig. 49-O, *Eoorthis* – Fig. 49-F, *Orusia* – Fig. 49-P etc.).

Echinodermele sunt reprezentate prin forme variate, dar primitive, fără o simetrie pentaradiară desăvârşită, şi mai ales fixate. Se cunosc reprezentanţi ai claselor Carpoidea (*Trochocystis* – Fig. 49-J), Cystoidea (*Lichenoides* – Fig. 49-I), Edrioasteroidea (*Stromatocystis* – Fig. 48-R) şi Holothuroidea (*Eldonia*).

La sfârşitul perioadei apar şi graptoliţii dendroizi (stomocordate coloniale) şi cordatele (*Pikaia* – Fig. 52-J). Mici fragmente de armură osoasă se pare că provin de la primele vertebrate, de tipul ostracodermilor.

Microfosile. Din această categorie fac parte conodontele – denticuli ce aparţin unor agnate primitive.

Majoritatea fosilelor cambriene aparţin trilobiţilor (50%) şi brachiopodelor (30%). Animalele Cambrianului erau de talie mică (cele mai multe nu depăşeau câţiva centimetri lungime), fiind în general bentonice şi microfage; ele populau zona litorală a mărilor, bine luminată şi oxigenată.

Din Cambrian se cunosc o serie de fosile, cele mai multe cu apartenenţă incertă şi apariţie izolată. Trăsăturile morfologice ale multora dintre aceste urme fosile sunt deosebit de interesante şi importante deoarece sugerează anumite tendinţe evolutive fără succes pe termen lung sau cu succes pentru un timp relativ scurt. Ca urmare, unele dintre aceste forme par a fi intermediare unor grupe bine cunoscute iar altele aberante. Dintre aceste faune mai importante sunt „fauna din Tommotian" şi „fauna de Burgess".

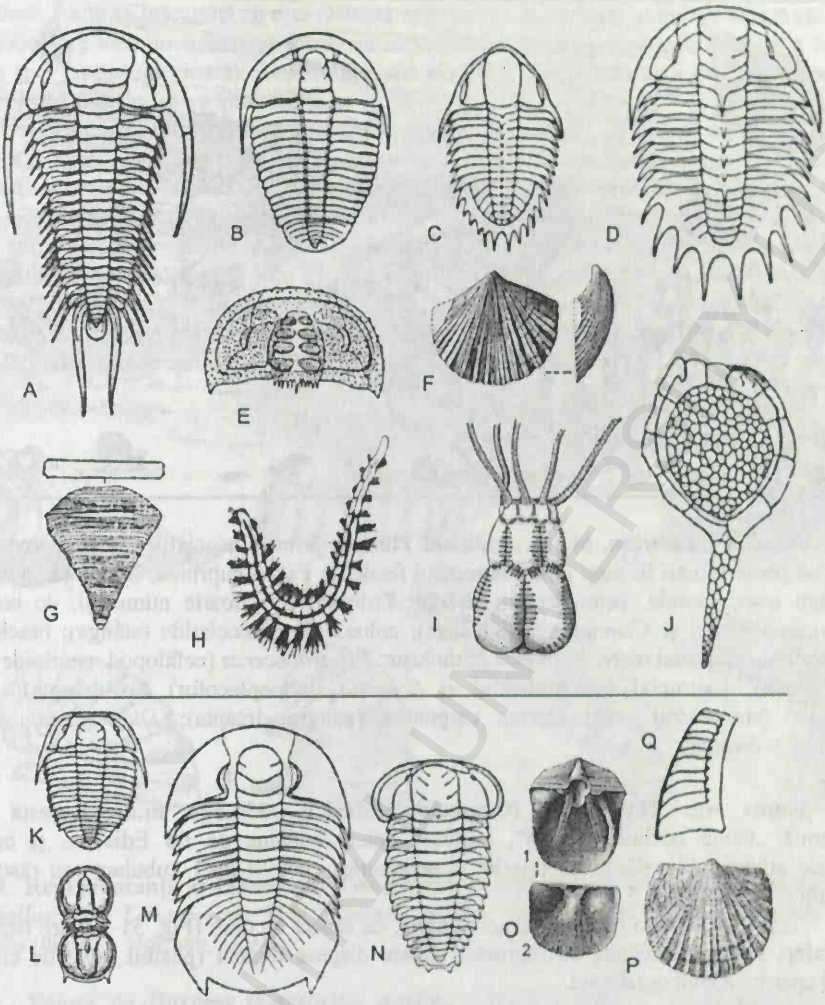


Fig. 49. Cambrian mediu (A-J) şi superior (K-Q). A – *Paradoxides bohemicus*; B – *Conocoryphe sulzeri*; C – *Dorypyge lackei*; D – *Olenoides curticei*; E – *Sao hirsuta*; F – *Eoorthis remnicha* (valva ventrală); G – *Conulariella sp.*; H – *Canadia setigera*; I – *Lichenoides crispus*; J – *Trochocystis bohemicus*; K – *Olenus truncatus*; L – *Agnostus*; M – *Dikelocephalus minnesotensis*; N – *Peltura scarabeoides*; O – *Billingsella pepina* (1 – valvă ventrală, faţa internă; 2 – valvă dorsală, faţa internă); P – *Orusia lenticularis* (valvă ventrală); Q – *Plectronoceras* (A-D, K, M, N după E. Saulea, 1967; E, H, L după E. Hanganu şi colab., 1983; I după Jackel, în J. Piveteau, 1953; J după Gislén, în J. Piveteau, 1953; F, P după Walcott, în J. Piveteau, 1953; O după Hall, în J. Piveteau, 1953, G după N. Tătărâm, 1988, Q după O. Schindewolf, în A. H. Müller, 1981).

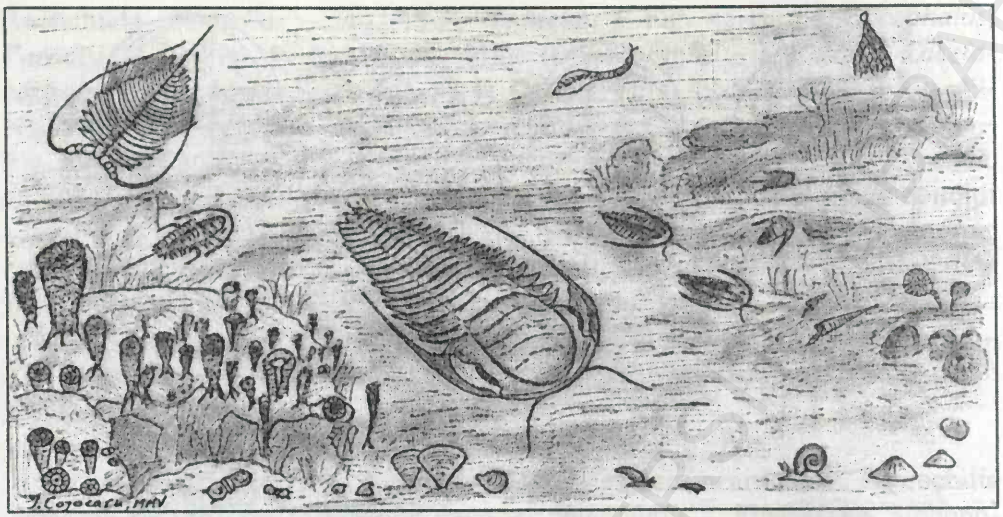


Fig. 50. Viaţa în Cambrian. Marea cambriană prezintă primele asociaţii de organisme a căror evoluţie se poate urmări în timp prin intermediul fosilelor. Fauna cuprinde, în esenţă, animale de dimensiuni mici, litorale, bentonice, microfage. Trilobiţii sunt foarte numeroşi, de remarcat: *Paradoxides* (centru) şi *Ctenopyge* (sus-stânga); colonie de arheociatide (stânga); brachiopode (jos-mijloc): de talie mai mare, *Billingsella*; moluşte: *Plectronoceras* (cefalopod nautiloideu – jos, centru-dreapta), gastropod bellerophontid şi *Scenella* (monoplacofor) (jos-dreapta); *Pikaia*, protocordat (sus-centru); echinoderme carpoidee (margine-dreapta); *Dictyonema*, graptolit dendroid (sus-dreapta).

Fauna din Tommotian (Cambrian inferior, -534-530 m.a). Această faună, supranumită „fauna cochiliilor mici", urmează celei vendiene de tip Ediacara şi cuprinde numeroase arheociatide alături de diferite şi enigmatice cochilii mici, tubulare sau răsucite, şi impresiuni de viermi (Fig. 51).

Tommotia este o cochilie conic-alungită, cu aspect de corn (Fig. 51-A); are baza largă iar suprafaţa este ornamentată cu îngroşări inelare dispuse regulat (posibil inele de creştere). Probabil aparţinea unui cefalopod.

Hyolithellus este o cochile subţire, tubulară, cu suprafaţa prevăzută cu îngroşări inelare, dispuse regulat (Fig. 51-B). Aparţine probabil unei moluşte.

Lenargyrion este o structură discoidală enigmatică ce ar fi putut adăposti un mic organism, dar este posibil, totodată, să fie o parte din armura unui organism necunoscut (Fig. 51-C).

Alte cochilii ar putea aparţine unor moluşte primitive asemănătoare cu gastropodele (*Latouchella* – Fig. 51-D, *Anabarella, Aldanella, Yochelcionella* – Fig. 51-D).

Latouchella este o cochilie răsucită, striată inelar la exterior, cu deschiderea largă, ascuţită la partea posterioară. Se consideră că *Latouchella* este cea mai veche moluscă cunoscută.

Foarte interesantă este *Yochelcionella* (Fig. 51-E). Cochilia acesteia, uşor răsucită, prezintă un tub îndreptat spre partea posterioară prin care se crede că era eliminată apa din cavitatea palială. Această inovaţie ar fi constituit o alternativă la răsucirea masei viscerale, împreună cu cochilia, pentru a debloca deschiderea cavităţii paliale unde se găsesc branhiile, realizată la gastropodele prosobranchiate. Dacă tubul de evacuare a apei este situat la partea

posterioară, cochilia înseamnă că este răsucită spre partea posterioară şi nu anterioară (la primele gastropode care încă nu suferiseră torsiunea masei viscerale, aceasta se consideră că a început o înrulare spre partea anterioară). Această inovaţie simplă şi funcţională nu a deschis însă o cale în evoluţia gastropodelor sau a altor moluşte.

Microdictyon (Fig. 51-F) este un organism vermiform, cu corpul cilindric; pe părţile laterale ale corpului prezintă câte un şir de zece plăci ciuruite (sau numai cu aspect ciuruit) ce ar forma o armură iar sub acestea se dispun zece perechi de apendice cu aspect de picioare.

Pe lângă aceste fosile mai importante au mai fost descoperite (în Canada), în mare număr, solzi, spiculi şi sclerite care se consideră că ar reprezenta părţi din armura unor organisme numite halkieriide (*Halkieria* – Fig. 51-A). O fosilă mai bine păstrată descoperită în Groenlanda înfăţişează un halkieriid având forma cilindrică, ca de limax, cu corpul acoperit cu mici solzi sau sclerite iar la capete purtând câte o armură de forma unei scufii. Asemenea halkieriide au fost găsite şi în şisturile Cambrianului mediu de la Burgess (Canada).

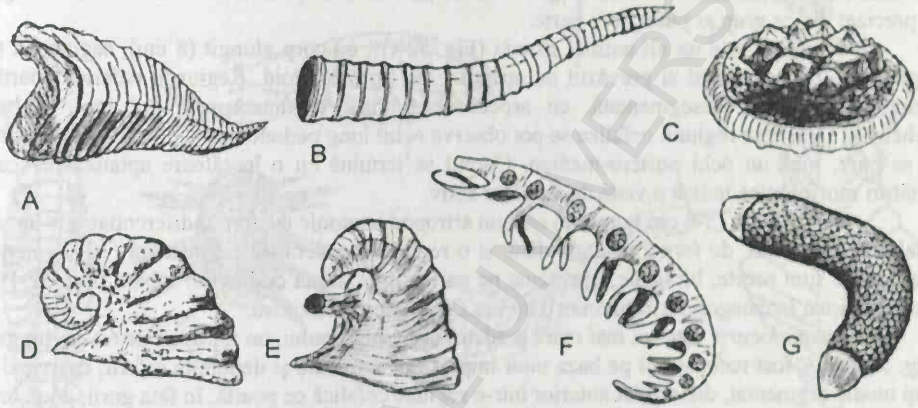


Fig. 51. Reprezentanţi ai faunei din Tommotian (Cambrian inferior). A – *Tommotia*; B – *Hyolithellus*; C – *Lenargyrion*; D – *Latouchella*; E – *Yochelcionella*; F – *Microdictyon*; G – *Halkieria* (după D. Norman, 1994).

Fauna de Burgess (Cambrian mediu, -518-505 m.a.). O faună remarcabilă prin originalitatea, vechimea şi gradul foarte bun de conservare este cea de la Burgess, din Munţii Stâncoşi (estul Columbiei Britanice, Canada). Aici au fost găsite urme ale unor metazoare enigmatice greu de clasificat, unele greu de reconstituit, care vieţuiau în ape marine, puţin adânci, deasupra construcţiilor recifale formate de algele calcaroase.

Hallucigenia este o impresiune enigmatică, de 3 cm lungime (Fig. 52-A). Pare a aparţine unui animal cu corp tubular ce poartă pe o parte a corpului şapte perechi de prelungiri ascuţite (spini?), iar pe partea opusă un şir de şapte tentacule tubulare şi un grup de tentacule mici situate spre extremitatea codală. La o extremitate, corpul se termină cu o formaţiune rotunjită („cap"), iar la cealaltă cu o prelungire curbată tubulară („coadă"). Interpretări recente susţin că tentaculele ar reprezenta apendice locomotoare perechi, iar spinii, formaţiuni de apărare situate pe partea dorsală a corpului.

Aysheaia este o altă fiinţă vermiformă, cu lungimea de 2-3 cm (Fig. 52-B). Capul prezintă, pe fiecare latură a sa, o pereche de tentacule. Ventral poartă 10-11 perechi de apendice moi, dar înzestrate cu spini pe marginea lor anterioară ce ajutau, probabil, la „cățăratul" pe diferite

animale coloniale sedentare, cum ar fi spongierii (fosile ale acestei creaturi au fost găsite frecvent alături de resturi de spongieri). Conformația generală a acestui „vierme cu picioare" amintește de onicofore și, probabil, ca și onicoforele, era o formă de trecere între anelide și artropode.

Alalcomenaeus este un artropod asemănător cu un crustaceu (Fig. 52-F). Corpul are diferențiat în partea anterioară un scut cefalic mare pe marginile căruia se găsesc doi ochi scurt pedunculați. În spatele acestui scut restul corpului este format din 12 segmente cu secțiunea transversală conică urmate de o înotătoare aplatizată. Ventral se dispun apendice locomotoare perechi, spinoase pe partea lor internă. Este posibil ca aceste picioare spinoase să fi constituit un fel de aparat pentru hrănire, cu ajutorul lor fiind detașate mici fragmente alimentare din corpul altor viețuitoare.

Wiwaxia este o structură discoidală (3-5 cm lungime), acoperită cu sclerite sau solzi, cu două șiruri de spini proeminenți pe partea superioară, convexă (Fig. 52-H). Probabil că avea un picior târâtor cu care se deplasa deasupra stratului cu alge de pe fundul apei, cu care se hrănea.

Amiskwia este o creatură de circa 3 cm lungime cu corpul alungit, moale, nesegmentat, prevăzut cu două tentacule cefalice (Fig. 52-C). Se pare că avea posibilitatea de a înota. Este greu de precizat din ce grup ar putea face parte.

Opabinia este un alt animal straniu (Fig. 52-G), cu corp alungit (8 cm), segmentat (16 segmente), trilobat dorsal și prevăzut cu apendice de tip trilobitoid. Regiunea cefalică poartă o prelungire curioasă, nesegmentată, cu aspect de trompă, terminată prin doi lobi, probabil prehensili. Deasupra regiunii cefalice se pot observa ochii lung pedunculați – două perechi laterale și, se pare, încă un ochi postero-median. Corpul se termină cu o înotătoare aplatizată. Aceste trăsături morfologice indică o viață de prădător activ.

Leanchoilia (5-8 cm lungime) este un artropod bentonic cu corpul diferențiat într-un scut cefalic nesegmentat, de formă triunghiulară, și o regiune postcefalică segmentată (10 segmente). Apendicele sunt scurte, biramate, prevăzute pe partea lor externă cu branhii lobate (Fig. 52-I). A fost clasificată în categoria trilobitomorfelor din Clasa Merostomoidea.

Anomalocaris este cel mai mare prădător al Cambrianului, un artropod de 60 cm lungime (Fig. 52-K). A fost reconstituit pe baza unor impresiuni disparate și denumite diferit, ca având un corp moale segmentat, diferențiat anterior într-o regiune cefalică ce poartă, în fața gurii, două brațe multiarticulate. Fiecare braț prezintă pe partea internă un șir de prelungiri lungi, spinoase cu rol în reținerea prăzii. Ar fi înotat cu ajutorul prelungirilor laterale ale segmentelor mediane și al unei înotătoare codale. Nu se poate stabili, deocamdată, grupul de artropode din care face parte acest organism.

Marella este un artropod trilobitomorf de 2 cm lungime (Fig. 52-E). Corpul său este diferențiat într-un scut cefalic și o regiune postcefalică formată din 24 de segmente. Scutul cefalic este prelungit cu patru prelungiri: două latero-posterioare, ca niște coarne, și două posterioare, lungi. Prezenta o pereche de antene lungi, multiarticulate și numeroase alte perechi de apendice, unele cu rol în hrănire, altele pentru deplasare. Au fost descoperite numeroase exemplare, fiind cel mai abundent animal dintre toate cele descoperite la Burgess.

Alte artropode trilobitomorfe arhaice descoperite la Burgess: *Naroia, Sidneyia, Emeraldella, Burgessia* – Fig. 52-D, *Waptia* sunt descrise în vol. II, pg. 247-250.

Pikaia (Fig. 52-J) reprezintă un organism alungit, de 5 cm, care poartă două tentacule în regiunea cefalică. Faptul cel mai interesant este dat de segmentația corpului care sugerează miotoamele unui cordat. Mai mult, spre partea dorsală se poate distinge o linie ce ar corespunde notocordului – caracteristica de bază a cordatelor. *Pikaia* ar putea fi un cordat primitiv, asemănător cu cefalocordatul actual *Branchiostoma* (= *Amphioxus*).

Fauna Cambrianului mediu de la Burgess cuprinde, pe lângă unele forme aberante sau incert reconstituite (*Hallucigenia, Wiwaxia*), forme intermediare între încrengăturile moderne (*Aysheaia* – îmbină caractere de anelid și de artropod), precum și forme unice de artropode care se

pare că erau destul de bine adaptate având în vedere numărul lor mare (*Marella*), dar care nu prezintă legături apropiate cu grupele de artropode moderne.

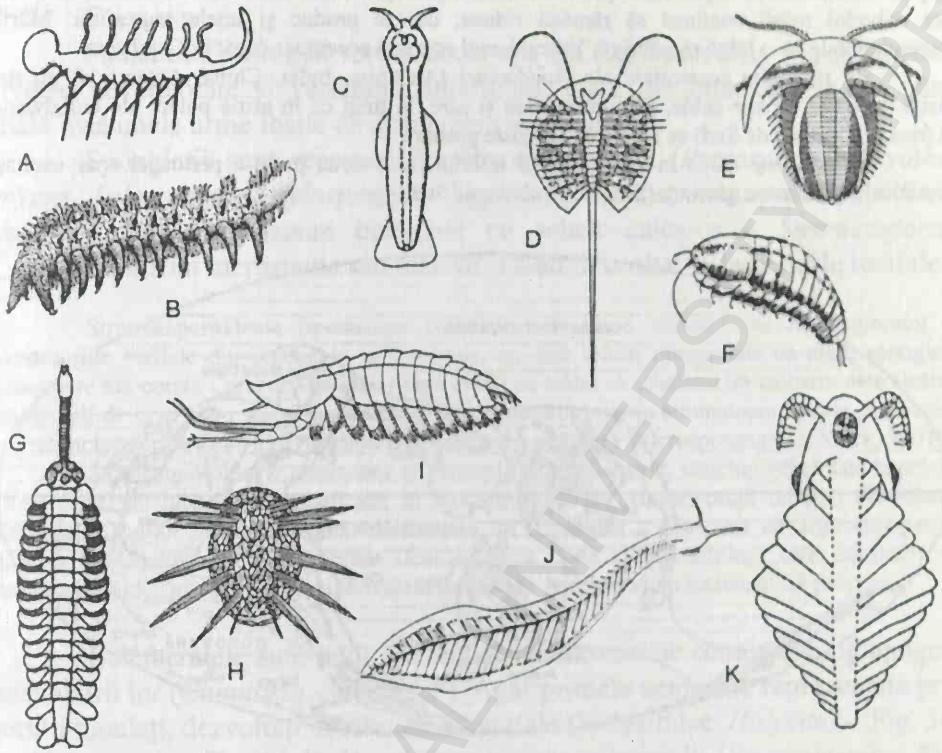


Fig. 52. Fauna de Burgess (Cambrian mediu). A – *Hallucigenia sp.*; B – *Aysheaia sp.*; C – *Amiskwia sp.*; D – *Burgessia sp.*; E – *Marella sp.*; F – *Alalcomenaeus sp.*; G – *Opabinia sp.*; H – *Wivaxia sp.*; I – *Leanchoilia sp.*; J – *Pikaia sp.*; K – *Anomalocaris sp.* (A, C, D, G, H, K din R. S. K. Barnes şi colab., 1989; B, F, J după D. Norman, 1994; E şi I din J. Piveteau, 1953).

Perioada ORDOVICIANĂ

(-489 - 440 m.a.)

Denumirea perioadei (Lapworth, 1879) vine de la numele unui vechi popor celtic – *ordovicii,* care trăia în antichitate în Ţara Galilor.

Ordovicianul începe o dată cu apariţia în număr mare a graptoliţilor şi durează până la dispariţia graptoliţilor axonolipi (cu dezvoltare centrifugă a coloniei). A durat aproximativ 60 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 53). Perioada Ordoviciană se caracterizează printr-o „liniște" tectonică. Continentele sunt într-o continuă dispersie. Baltica, situată în sudul Globului, se deplasează spre Ecuator, ajungând în partea estică a Laurenției, în timp ce Gondwana se deplasează spre Polul Sud, suprafețe tot mai mari ale sale devenind tot mai reci. Nivelul mării continuă să rămână ridicat, dar se produc și unele regresiuni. Mările epicontinentale au o largă răspândire. Vulcanismul este mai accentuat decât în Cambrian.

În regiunile ecuatoriale ale Gondwanei (Australia, India, China, Antarctida) au fost găsite depozite de ape calde, precum calcare și sare, în timp ce în ariile polare ale Gondwanei (Africa și America de Sud) se întâlnesc depozite glaciare.

Clima este caldă în Ordovicianul inferior. În a doua parte a perioadei apar oscilații climatice și fenomene glaciare (Sahara, America de Sud).

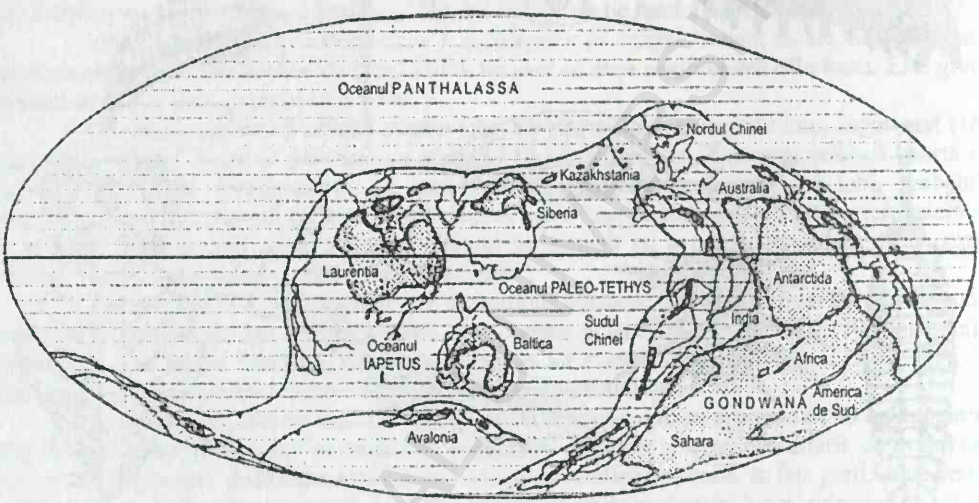


Fig. 53. Ordovician mediu. Reconstituire paleogeografică pentru acum 458 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viața în Ordovician

În Ordovician apar genuri ce se încadrează în ordine și clase noi, care se adaugă la cele cunoscute în Cambrian. Acum începe colonizarea uscatului.

Flora

Flora este reprezentată numai prin forme marine. Se cunosc alge albastre (cyanophyceae), constructoare de stromatolite: *Cryptozoon* (Fig. 54-A, platforma Canadiană, Siberiană, Sinică), *Gloeocapsomorpha* (Fig. 54-B, șisturi bituminoase, Estonia), care au încă un rol litogenetic. Mai sunt semnalate alge verzi Dasycladaceae (*Coelosphaeridium* – Fig. 54-C, *Rhabdoporella* – Fig. 54-D, *Dasyporella*), alge roșii (*Solenopora*) și brune (*Sphenophycus*). Nu se

cunoaşte cu certitudine o floră de uscat (fosilele de posibile muscinee din Scutul Baltic, Kazahstan, Himalaya nu sunt sigure).

Fauna

Fauna este mult mai variată decât cea din Cambrian (Fig. 56) şi cuprinde diverse nevertebrate şi vertebrate inferioare, toate din domeniul marin (sunt citate însă unele urme fosile de artropode continentale).

Spongierii sunt reprezentaţi prin silicospongi (*Protospongia, Cyathophycus, Aulocopium, Astylospongia* – Fig. 54-E). Apar stromatoporoideele (Stromatoporoidea – metazoare coloniale cu schelt calcaros – *Stromatopora*). Coloniile lor sunt încrustante sau masive şi s-au dezvoltat în faciesurile recifale.

Stromatoporoideele (metazoare coloniale calcaroase masive), cu rol important în construcţiile recifale din Paleozoic şi Mesozoic, au fost diferit interpretate ca alge, spongieri, hidrozoare sau corali. Cercetări mai noi (după 1980) au arătat că scheletul lor calcaros este alcătuit din spiculi de tipul celor găsiţi la porifere. Pe baza acestui criteriu stromatoporoideele paleozoice au fost incluse printre porifere (în clasa Demospongea sau clasa Sclerospongea) (C. Stock, 2001).

Stromatoporoideele mesozoice ar cuprinde Chaetetidae-le, structuri scheletice lamelare, hemisferice sau incrustante clasificate, în literatura clasică, printre coralii tabulaţi (Tabulata). Prezenţa spiculilor de tip spongier în structura lor scheletică a constituit un argument pentru ataşarea Chaetetidae-lor la poriferele Demospongea. Sunt şi paleontologi care consideră că stromatoporoideele ar putea constitui o clasă proprie de porifere sau o încrengătură proprie.

Celenteratele sunt mult diferenţiate. Scifozoarele conulate ating apogeul dezvoltării lor (*Conularia* – Fig. 54-F). Apar primele antozoare reprezentate prin coralii tabulaţi, dezvoltaţi în asociaţiile recifale (Halysitidae: *Halysites* – Fig. 54-H, *Catenipora* – Fig. 54-I). De asemenea, apar tetracoralii (*Streptelasma* – Fig. 54-G) dar acum sunt rari.

Stromatoporoideele şi antozoarele au alcătuit asociaţii recifale alături de algele calcaroase în diverse regiuni: Australia, Siberia, estul şi nordul Americii de Nord, Norvegia etc. Apar primele colonii de Chaetetidae, posibil porifere.

Moluştele sunt mult mai variate decât în Cambrian şi sunt reprezentate de bivalve, gastropode şi cefalopode nautiloidee. Ele se găsesc, în general, în faciesurile calcaroase. Bivalvele prezintă primele diferenţieri ale dentiţiei: taxodontă, de tip ctenodont, (*Ctenodonta* – Fig. 54-P-Q) şi de tip actinodont (*Ambonychia* – Fig. 54-R), heterodontă (*Redonia, Modiolopsis*) sau disodontă (Pteriidae).

Gastropodele sunt frecvente: Euomphalacea (*Euomphalus* – Fig. 54-K, *Maclurites* – Fig. 54-O), Bellerophontacea (*Bellerophon* – Fig. 54-J), Pleurotomariacea (*Gasconadia* – Fig. 54-L, *Sinuopea* – Fig. 54-N), Loxonematacea (*Subulites* – Fig. 54-M). Cochilia este înrulată planspiral sau larg ombilicată.

Tentaculiții (Tentaculitida), cu cochilii conice, alungite, au o apartenență problematică la gastropode.

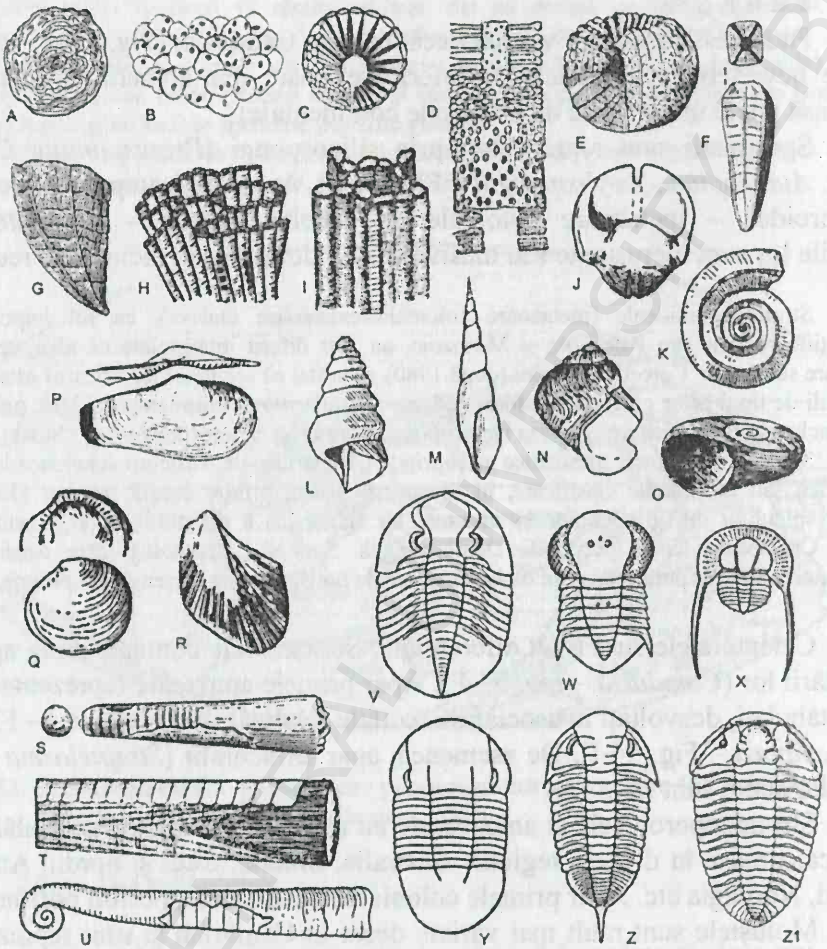


Fig. 54. Ordovician. A – *Cryptozoon sp.*; B – *Gloeocapsomorpha sp.*; C – *Coelosphaeridium sp.*; D – *Rhabdoporella sp.*; E – *Astylospongia sp.*; F – *Conularia pyramidata*; G – *Streptelasma sp.*; H – *Halysites catenularia*; I – *Catenipora sp.*; J – *Bellerophon sp.*; K – *Euomphalus sp.*; L – *Gasconadia putilla*; M – *Subulites regularis*; N – *Sinuopea sweeti*; O – *Maclurites logani*; P – *Ctenodonta nasuta*; Q – *C. pectunculoides*; R – *Ambonychia bellistriata*; S – *Orthoceras tumidum*; T – *Endoceras longissimum*; U – *Lituites lituus*; V – *Asaphus expansus*; W – *Aeglina prisca*; X – *Trinucleus goldfussi*; Y – *Illaenus esmarckii*; Z – *Dalmanitina socialis*; Z1 – *Calymene sp.* (A, B, F după V. Barbu, 1968; C, D după I. Petrescu și O. Dragastan, 1981; E, J, K, Z1 după E. Hanganu și colab., 1983; H, I, L-P, R, T după N. Tătărâm, 1988; G după D. Patrulius, 1971; Q, U-Z după E. Saulea, 1967, S după V. Dragoș, 1982).

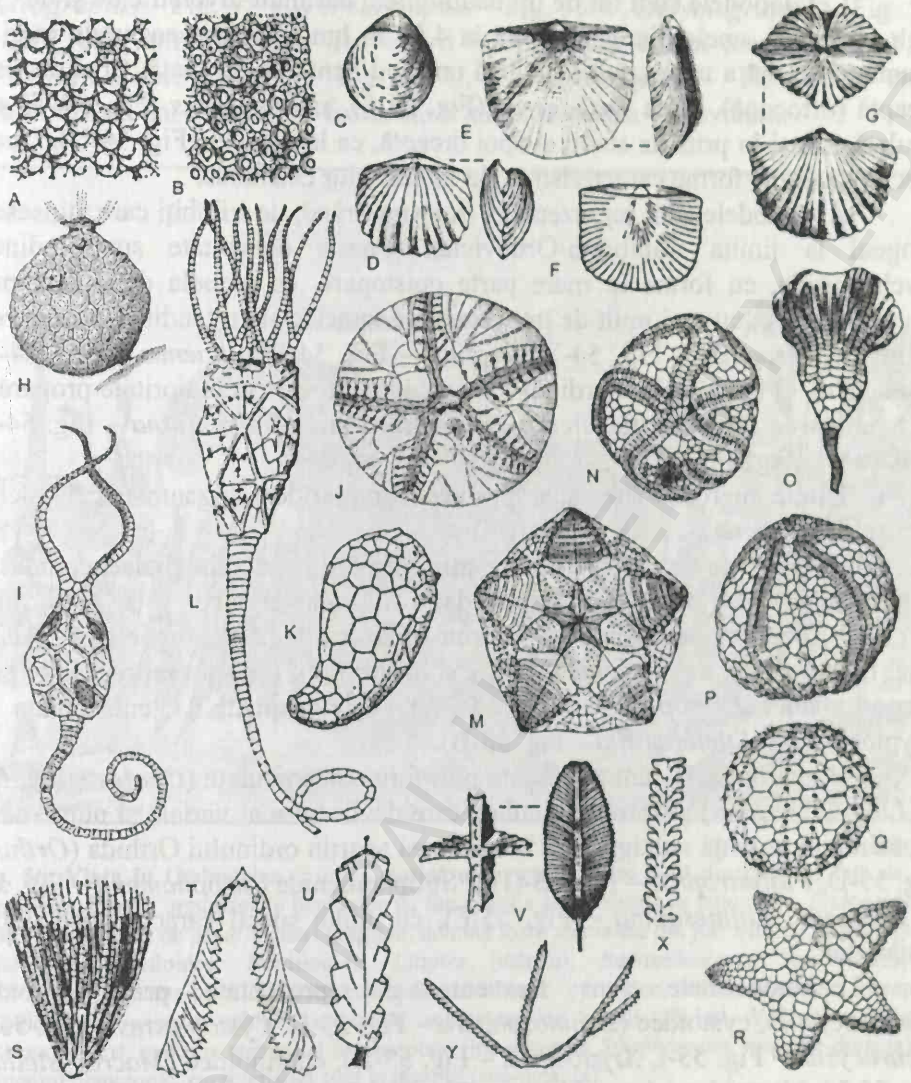


Fig. 55. Ordovician. A – *Prasopora grayae*; B – *Stictoporella cribrosa*; C – *Obolus apollinis*; D – *Orthis calligramma*; E – *Rafinesquina alternata*; F – *Strophomena rugosa*; G – *Platystrophia lynx*; H – *Echinosphaera aurantium*; I – *Pleurocystis filitextus*; J – *Cystoblastus kokeni*; K – *Aristocystis bohemicus*; L – *Macrocystella mariae*; M – *Asteroblastus stellatus*; N – *Edrioaster bigsbyi*; O – *Protaxocrinus elegans*; P – *Aulechinus sp.* ; Q – *Bothriocidaris pahlenii*; R – *Hudsonaster sp.*; S – *Dictyonema flabelliforme*; T – *Didymograptus murchisoni*; U – *Diplograptus sp.*; V – *Phyllograptus typus*; X – *Climacograptus peltifer*; Y – *Tetragraptus serra* (A, B, D, E, G, Q, S, T după N. Tătărâm, 1988; C, F, S, V, X după E. Saulea, 1967, H, I, J din J. Piveteau, 1953; K, P, R după D. Patrulius, 1971, U după V. Barbu, 1968).

Cefalopodele sunt tot de tip nautiloideu, dar mult diversificate şi de talii mult mai mari, unele ajungând până la 4,50 m lungime. Dimensiunile mari şi structura internă a unor cochilii indică un mod bentonic de viaţă. Cochilia este dreaptă (ortoconă), ca la *Orthoceras* (Fig. 54-S), şi *Endoceras* (Fig. 54-T) sau înrulată numai în primele stadii şi apoi dreaptă, ca la *Lituites* (Fig. 54-U). Unele specii constituie forme caracteristice ale faciesurilor calcarose.

Artropodele sunt reprezentate, în primul rând, de trilobiţi care atinseseră apogeul la limita Cambrian-Ordovician. Foarte dezvoltate sunt ordinele Ptychopariida, cu forme în mare parte opistopare, cu glabela delimitată prin şanţuri paralele, cu mai mult de trei segmente toracice şi cu tendinţa de mărire a pigidiului (*Asaphus* – Fig. 54-V, *Aeglina* – Fig. 54-W, *Illaenus* – Fig. 54-Y, *Trinucleus* – Fig. 54-X), şi ordinul Phacopida, cu forme în majoritate propare şi cu tendinţa de lărgire a glabelei în partea anterioară (*Dalmanitina* – Fig. 54-Z, *Calymene* – Fig. 54-Z1).

Dintre merostomate, apar primele eurypteride („gigantostracei"), cum este genul *Eurypterus*.

Crustaceele sunt reprezentate prin primele ostracode (Palaeocopida) şi prin branchiopode („filopode") care au dat fosile caracteristice.

Briozoarele se diversifică şi formează asociaţii cu alte organisme precum alge, hidrozoare şi antozoare (bioherme şi biostrome). Ele sunt reprezentate prin Trepostomata (*Prasopora* – Fig. 55-A), Cyclostomata, Ctenostomata şi Cryptostomata (*Stictoporella* – Fig. 55-B).

Brachiopodele sunt cunoscute prin forme nearticulate (*Obolus* – Fig. 55-C, *Lingula, Crania*) şi forme articulate care devin tot mai variate şi numeroase, căpătând importanţă stratigrafică. Majoritatea aparţin ordinului Orthida (*Orthis* – Fig. 55-D, *Platystrophia* – Fig. 55-G) şi Strophomenida (*Strophomena* – Fig. 55-F, *Leptaena, Rafinesquina* – Fig. 55-E), cu multe specii caracteristice Ordovicianului.

Echinodermele sunt frecvente şi reprezentate prin carpoidee (*Dendrocystis*), cystoidee (*Echinosphaera* – Fig. 55-H, *Cystoblastus* – Fig. 55-J, *Pleurocystis* – Fig. 55-I, *Aristocystis* – Fig. 55-K), eocrinoidee (*Macrocystella* – Fig. 55-L), blastoidee (*Asteroblastus* – Fig. 55-M), edrioasteroidee (*Edrioaster* – Fig. 55-N), somasteroidee (*Hudsonaster* – Fig. 55-R), asteroidee (*Platanaster*), ofiuroidee (*Stenaster*), holothuroidee. Crinoideele apar încă din Ordovicianul inferior şi prezintă tipuri ce se pot clasifica la subclasele Camerata, Inadunata şi Flexibilia (*Protaxocrinus* – Fig. 55-O). În Ordovician apar şi echinoideele (aricii de mare), printre primii reprezentanţi făcând parte genurile *Bothriocidaris* – Fig. 55-Q, *Eothuria* şi *Aulechinus* (Fig. 55-P).

Graptoliţii sunt numeroşi şi diversificaţi, reprezentaţi prin forme dendroidee (*Dictyonema* – Fig. 55-S) şi prin graptoloidei axonolipi

(*Tetragraptus* – Fig. 55-Y, *Phyllograptus* – Fig. 55-V, *Didymograptus* – Fig. 55-T etc.), care ating apogeul dezvoltării lor în Ordovicianul mediu-superior, şi axonofori (*Diplograptus* – Fig. 55-U, *Climacograptus* – Fig. 55-X etc.). Graptoliţii au dat numeroase fosile caracteristice pentru Ordovician.

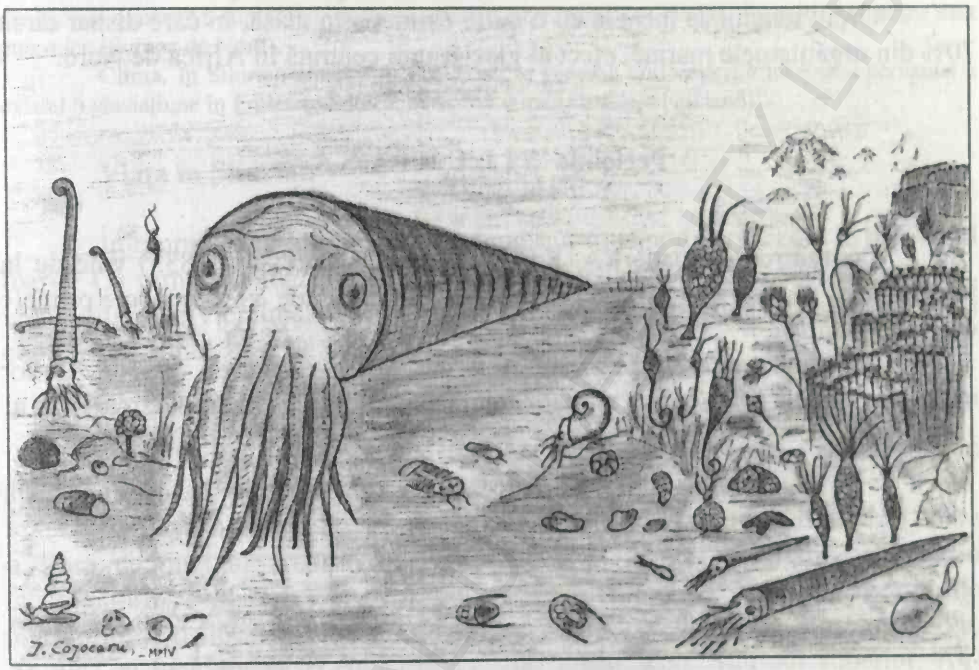


Fig. 56. Viaţa în Ordovician. Lumea marină ordoviciană apare mult diversificată faţă de cea cambriană. Printre organismele bentonice îşi fac apariţia şi prădătorii de talie mare. *Endoceras* (în centru), cefalopod de peste 4 metri lungime, domină toate animalele din jur: trilobiţi, brachiopode, cefalopode nautiloidee. Nautiloidee: *Lituites* (stânga), *Barrandeoceras* (centru-dreapta), *Orthoceras* (dreapta-jos); diverse echinoderme fixate: cystoidee, edrioasteroidee (dreapta), carpoidee (*Mitrocystis*, stânga), crinoidee, somasteroidee; corali tabulaţi, *Halysites* (dreapta); gastropode (jos, margine stânga) şi brachiopode (jos-stânga şi *Strophomena*, margine-dreapta). În domeniul planctonic, caracteristici sunt graptoliţii (sus-dreapta).

Vertebratele au lăsat resturi puţine, fragmentare, dar sigure. Ele sunt reprezentate prin solzi izolaţi, fragmente de plăci osoase care au aparţinut mai ales ostracodermilor heterostraci. Primul vertebrat conservat integral este *Arandaspis* (dintre Heterostraci) din Ordovicianul inferior al Australiei.

Microfosile. Conodontele, denticuli pectinaţi osoşi atribuiţi unor agnate primitive, sunt foarte frecvente (*Cordylodus, Prioniodus, Amorphognathus*) şi prezintă importanţă stratigrafică. Alte microfosile utilizate pentru biozonări şi corelări sunt acritarchele (Acritarcha) şi chitinozoarele (Chitinozoa), care au o

poziție nesigură în clasificare (*incertae sedis*). Chitinozarele apar în Ordovicianul inferior (Tremadocian) și se diversifică și devin frecvente în timpul Ordovicianului (*Cyathochitina, Desmochitina, Conochitina* etc.).

Importanță stratigrafică prezintă graptoliții, după care urmează trilobiții, brachiopodele, nautiloideele, cistoideele și microfosilele.

Ordovicianul se încheie cu o mare extincție în masă, în care dispar circa 70% din organismele marine, efect al glaciațiunii centrată în Africa de Nord.

Perioada SILURIANĂ
(-440 – 417 m.a.)

Denumirea perioadei (A. Sedgwich și R. Murchison, 1835) vine de la numele unei vechi populații celtice din Țara Galilor, unde au fost făcute primele cercetări – *silurii*.

Silurianul este timpul care a trecut de la dispariția graptoloideilor axonolipi și până la dispariția aproape totală a graptoliților. A durat circa 23 m.a.

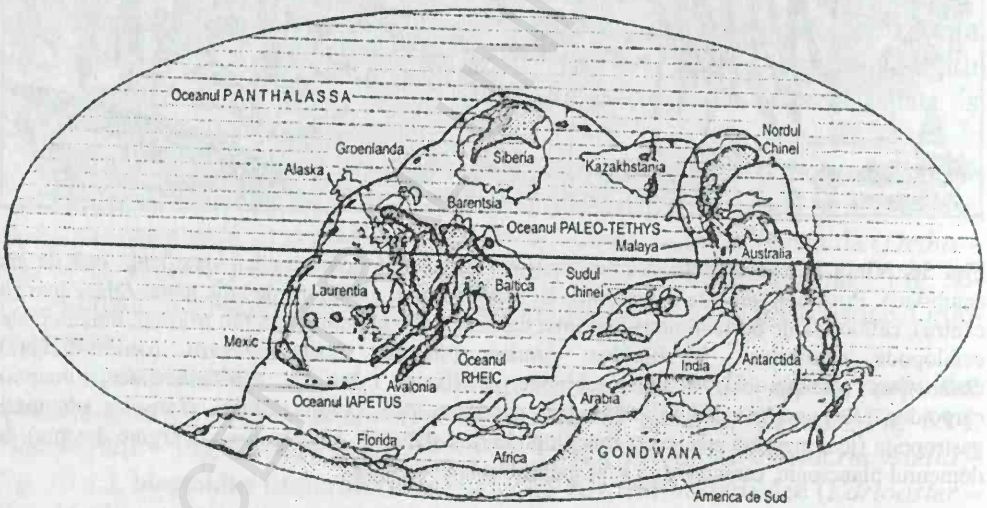


Fig. 57. Silurian mediu. Reconstituire paleogeografică pentru acum 425 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 57). În Silurian continentele erau relativ apropiate, fiind grupate în două zone distincte: una ecuatorială (Laurentia, Baltica, Avalonia – parte independentă din actualul continent nord-american și vestul Europei, Siberia, Kazakhstania, China) și alta în Emisfera Sudică (Gondwana). În prima parte a Silurianului, după glaciațiunea ordoviciană, se înregistrează o creștere a nivelului mării.

Oceanul Iapetus, aflat între Laurenţia, Baltica şi Siberia, începe să se închidă spre sfârşitul Silurianului, făcând ca Laurenţia, Baltica şi Avalonia să se sudeze împreună. Din această coliziune a rezultat continentul Euramerica, străbătut de Ecuator în jumătatea sa nordică.

Totodată, această coliziune continentală a declanşat *orogeneza caledoniană* care a format munţii caledonici din Scandinavia, nordul Marii Britanii şi Groenlandei şi Apalaşii în estul Americii de Nord. Mişcările orogenice s-au manifestat cu o intensitate deosebită. Acest fapt a determinat o mărire a suprafeţei uscatului corelată cu o regresiune marină. Erupţiile vulcanice sunt puternice (Europa de Nord).

Clima. În Silurian clima a fost caldă şi, în general, uniformă. La începutul perioadei a existat o glaciaţiune în Emisfera Sudică, de scurtă durată (Insulele Falkland).

Viaţa în Silurian

În timpul Silurianului, viaţa a cunoscut o mare diversificare în domeniul marin. Ca urmare a măririi suprafeţelor continentale şi a regresiunilor marine, unele grupe de vieţuitoare s-au adaptat la mediul salmastru sau lagunar şi apoi continental, dulcicol şi de uscat.

Flora

Domeniul marin. În domeniul marin flora este reprezentată de algele calcaroase, care participă la construcţiile recifale.

Domeniul continental-lagunar. Pentru prima dată apare o floră continentală reprezentată prin primele plante vasculare, ce aparţin încrengăturii Pteridophyta. Dintre acestea, se cunosc primele cormofite pteridofite – psilopside (Psilopsida – *Cooksonia* – Fig. 60-Q, Silurian mediu, Anglia), şi lepidopside (Lepidopsida – *Baragwanathia,* Silurian superior, Australia), care au alcătuit primul covor vegetal al uscatului.

Fauna

Domeniul marin. Fauna marină este mai bogată decât în Ordovician (Fig. 61).

Protozoarele sunt încă puţine şi reprezentate mai ales prin foraminifere aglutinante. Dintre spongieri se cunosc cei silicioşi.

În mediile recifale s-au dezvoltat stromatoporoideele (*Actinostroma*) şi coralii tabulaţi (*Favosites gotlandicus* – Fig. 58-A, *Alveolites undatus* – Fig. 58-C, *Halysites catenularia* – Fig. 58-B, *Heliolites interstinctus* – Fig. 58-D). Tetracoralii îşi continuă dezvoltarea începută în Ordovician, adăugându-se noi forme solitare (*Omphyma subturbinatum* – Fig. 58-E, *Goniophyllum pyramidale* – Fig. 58-F) sau coloniale (*Acervularia ananas* – Fig. 58-G). Celenteratele solitare erau de ape adânci iar cele coloniale de ape mai puţin adânci.

Dintre moluşte, cefalopodele nautiloidee sunt cele mai importante, ele atingând acum maximul de dezvoltare. Pe lângă cele cu cochilia ortoconă

(*Michelinoceras, Gomphoceras bohemicus* – Fig. 58-J) apar şi forme puţin curbate (*Cyrtoceras* – Fig. 58-H) sau cu început de înrulare (*Phragmoceras broderipi* – Fig. 58-I). Gastropodele sunt reprezentate prin prosobranhiate diotocarde (Archaeogastropoda), caracterizate prin prezenţa fantei pleurotomariane. Alături de unele genuri şi specii ordoviciene (*Platyceras formosum* – Fig. 58-N, *Euomphalus alatus* – Fig. 58-L, *Bellerophon*), apar şi genuri noi: *Pleurotomaria, Lophospira* – Fig. 58-M, *Murchisonia* (Pleurotomariacea), *Poleumita* (Fig. 58-K) (Euomphalacea) sau *Orthonychia* (Fig. 58-O) (Platyceratacea). Foarte numeroase sunt o serie de cochilii conice, cu suprafaţa externă inelată atribuite tentaculiţilor – moluşte specializate la viaţa planctonică, probabil gastropode pteropode (*Tentaculites ornatus* – Fig. 58-P). Bivalvele aparţin unor depozite neritice detritice: ctenodonte, pteriomorfe (*Actinopterinia* – Fig. 58-S), conocardiide (*Conocardium*), modiolopside (*Paramodiola* – Fig. 58-R), primele trigoniide etc. În faciesuri subrecifale se găsesc megalodontide (*Megalomus* – Fig. 58-T); în depozite de adâncime mai mare, calcaroase-argiloase, apar precardioide (*Cardiola* – Fig. 58-Q).

Artropodele sunt reprezentate de trilobiţi, la care se adaugă merostomatele eurypteride (gigantostraceii) şi unele mandibulate. Trilobiţii sunt încă numeroşi şi au importanţă stratigrafică. Dintre cele 80 de familii de trilobiţi cunoscute din Ordovician, ceva mai mult de 20 au persistat în Silurian. Din Silurian, trilobiţii au capacitatea de înrulare ca măsură de apărare. Trilobiţii sunt reprezentaţi prin ordinele Ptychopariida (*Scutellum*) şi Phacopida (*Cheirurus* – Fig. 59-C, *Deiphon* – Fig. 59-D, *Calymene* – Fig. 59-B, *Trimerus* – Fig. 59-A, *Dalmanitina, Phacops, Phacopidella* – Fig. 59-E), unele din aceste genuri trecând şi în Devonian (*Phacops*, *Scutellum*).

Gigantostraceii sunt reprezentaţi prin forme de talie mare: *Eurypterus fischeri* (1 m lungime) (Fig. 59-F), *Pterygotus buffaloensis* (peste 2 m lungime) (Fig. 59-G) şi *Carcinosoma scorpionis* (35 cm lungime) (Fig. 59-H). Ei apar în faciesurile marine şi lagunare de la sfârşitul Silurianului, dar trec şi în Devonian când vor cunoaşte o dezvoltare şi mai mare. Din depozite lagunar-continentale se cunoaşte şi primul scorpion – *Palaeophonus* (Fig. 59-I) – foarte asemănător cu scorpionii moderni. Dintre mandibulate, crustaceele ostracode (*Leperditia baltica* – Fig. 59-K, *Beyrichia tuberculata* – Fig. 59-J) sunt destul de numeroase, unele având şi importanţă stratigrafică.

Briozoarele sunt frecvente. Ele se întâlnesc mai ales în faciesuri pelitice argiloase, majoritatea fiind trepostomate (*Trematopora* – Fig. 59-L). Dintre criptostomate, apar fenestelidele, relativ numeroase în calcarele recifale.

Brachiopodele, după un declin înregistrat la sfârşitul Silurianului, sunt acum în dezvoltare accentuată; cele mai numeroase sunt cele articulate. Multe genuri persistă din Ordovician: *Orthis* (Orthida), *Leptaena* – Fig. 59-P,

Strophomena (Strophomenida), dar apar şi multe alte genuri noi: *Spirifer* – Fig. 59-M, *Eospirifer* – Fig. 59-O, *Atrypa* (Fig. 59-V) (Spiriferida), *Camarotoechia* – Fig. 59-T, *Wilsonia* – Fig. 59-S, *Rhynchonella* (– Fig. 59-Q) (Rhynchonellida), *Pentamerus* – Fig. 59-U, *Gypidula* (Fig. 59-R) (Pentamerida), *Chonetes* (Fig. 59-N) (Strophomenida), unele cu specii caracteristice pentru Silurian: *Spirifer (Delthyris) elevatus, Rhynchonella (Ferganella) borealis, Pentamerus borealis, Gypidula galeata, Chonetes striatella.*

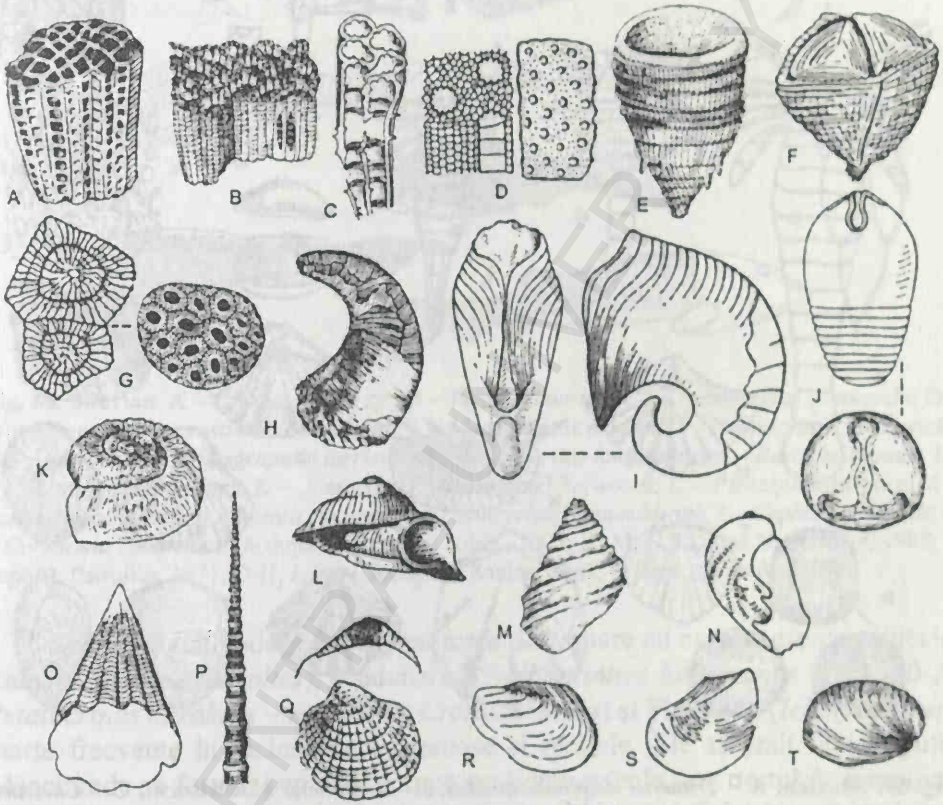


Fig. 58. Silurian. A – *Favosites gotlandicus*; B – *Halysites catenularia*; C – *Alveolites sp.*; D – *Heliolites interstinctus*; E – *Omphyma subturbinatum*; F – *Goniophyllum pyramidale*; G – *Acervularia ananas*; H – *Cyrtoceras sp.*; I – *Phragmoceras broderipi* (cochilie endogastrică); J – *Gomphoceras bohemicus*; K – *Poleumita discors*; L – *Euomphalus alatus*; M – *Lophospira bicincta*; N – *Platyceras formosum*; O – *Orthonychia elegans*; P – *Tentaculites ornatus*; Q – *Cardiola cornucopiae*; R – *Paramodiola glabra*; S– *Actinopterinia semicircularis*; T – *Megalomus canadensis* (A, D, F, G, I, J, Q, R după E. Saulea, 1967; B, C, E, H, L-P, S, T după N. Tătărâm, 1988).

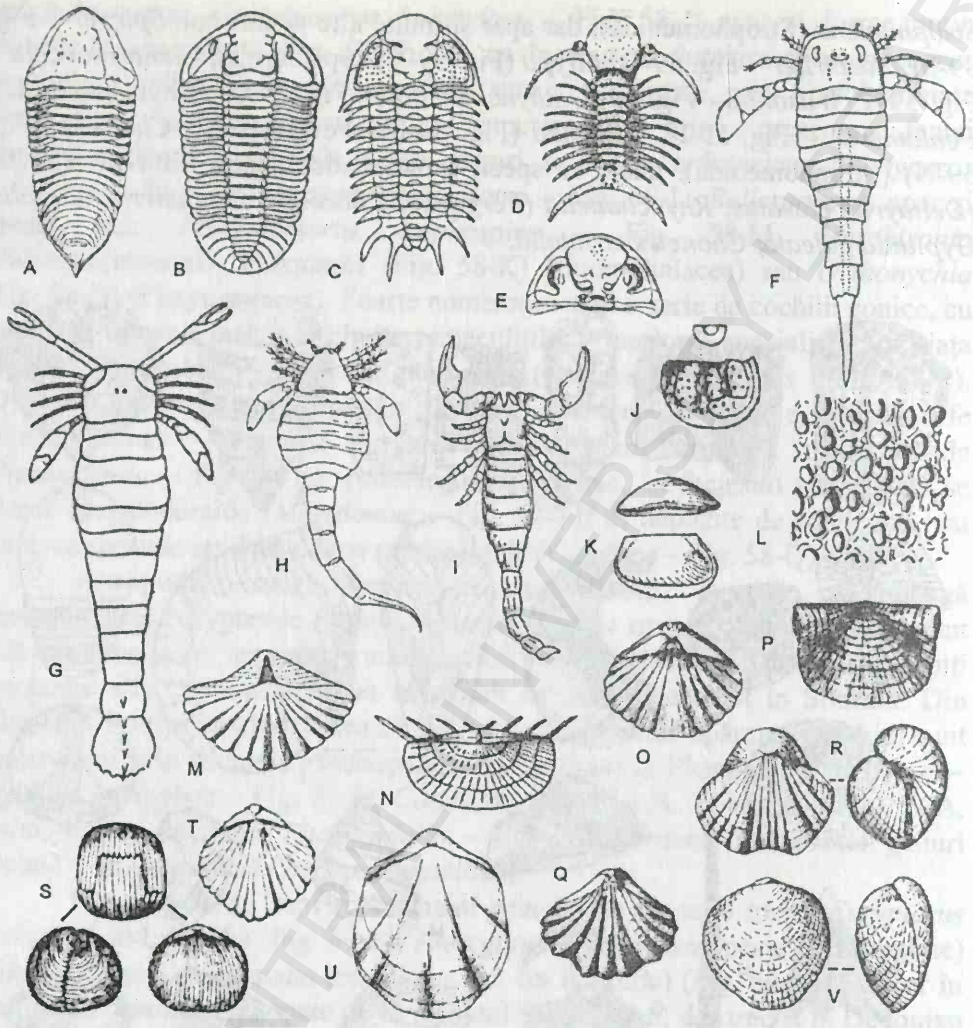


Fig. 59. Silurian. A – *Trimerus delphinocephalus*; B – *Calymene blumenbachi*; C – *Cheirurus quenstedti*; D – *Deiphon forbesi*; E – *Phacopidella glockeri*; F – *Eurypterus fischeri*; G – *Pterygotus buffaloensis*; H – *Carcinosoma scorpionis*; I – *Palaeophonus*; J – *Beyrichia tuberculata*; K – *Leperditia baltica*; L – *Trematopora tuberculosa*; M – *Spirifer (Delthyris) elevatus*; N – *Chonetes striatella*; O – *Eospirifer plicatellus*; P – *Leptaena rhomboidalis*; Q – *Rhynchonella (Ferganella) borealis*; R – *Gypidula galeata*; S – *Wilsonia wilsoni*; T – *Camarotoechia nucula*; U – *Pentamerus oblongus*; V – *Atrypa reticularis* (A, B, D, E, H, J, L, O, P-T, U după N. Tătărâm, 1988; C, F, G, K, M, N, V; după E. Saulea, 1967).

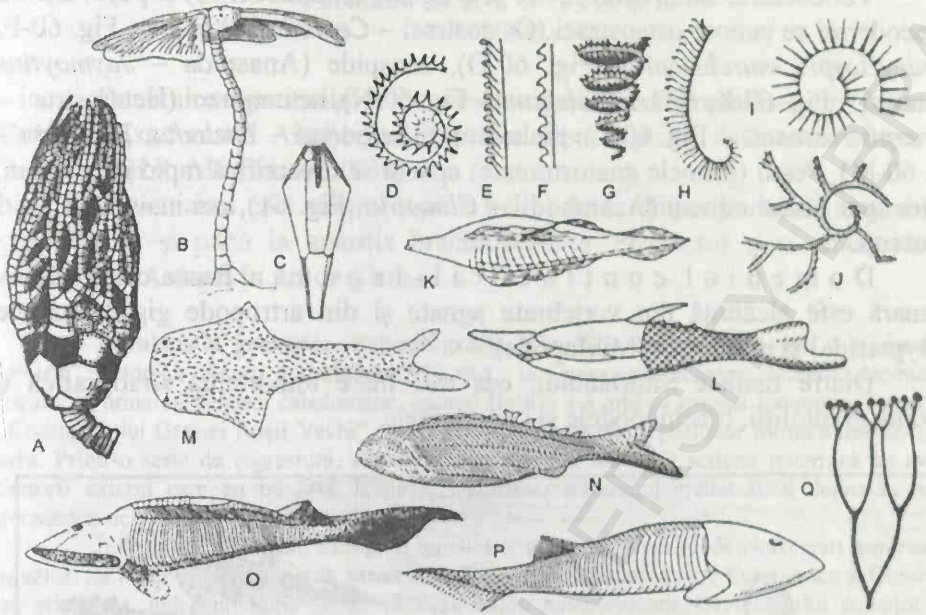


Fig. 60. Silurian. A – *Cyathocrinites sp.*; B – *Petalocrinus sp.*; C – *Troostocrinus reinwardti*; D – *Monograptus (Demirastrites) convolutus*; E – *Monograptus priodon*; F – *Monograptus sedgwicki*; G – *Monograptus (Spirograptus) turriculatus*; H – *Rastrites longispinus*; I – *Rastrites linnaei*; J – *Cyrtograptus murchisoni*; K – *Jamoytius (=Jaymoytius) kerwoodi*; L – *Pteraspis rostratus*; M – *Lanarkia spinosa*; N – *Birkenia elegans*; O – *Hemicyclaspis murchisoni*; P – *Cephalaspis lyelli*; Q – *Cooksonia caledonica* (A după T. Neagu şi colab., 2003; K, M, N, O după N. Tătărâm, 1988; B după D. Patrulius, 1971; D-H, J, L, N, P după E. Saulea, 1967; Q după mai multe surse).

Dintre echinoderme, cea mai mare dezvoltare au cunoscut-o crinoideele: Camerata (*Dimerocrinites*), Inadunata (*Cyathocrinites longimanus* – Fig. 60-A, *Petalocrinus mirabilis* – Fig. 60-B, *Crotalocrinites*) şi Flexibilia (*Ichthyocrinus*), foarte frecvente în faciesurile calcaroase şi recifale. Ele au trăit în ape puţin adânci unde au format populaţii compacte. Echinoideele sunt destul de rare, fiind reprezentate prin unele Palaechinidae (*Gotlandechinus*). Celelalte echinoderme cunoscute – cystoidee, palechinide, asteroidee, ophiuroidee, blastoidee (*Troostocrinus* – Fig. 60-C) sunt rare.

După o criză puternică de la sfârşitul Ordovicianului, graptoliţii devin din nou numeroşi, dând numeroase fosile caracteristice. Ei sunt în majoritate axonofori, de tip monograptid (*Rastrites* – Fig. 60-H-I, *Monograptus* – Fig. 60-D-G, *Cyrtograptus* – Fig. 60-J). La sfârşitul Silurianului graptoliţii dispar, cu excepţia formelor dendroidee care se continuă până în Carboniferul inferior.

Vertebratele sunt reprezentate prin agnate (ostracodermi) şi peşti. Dintre ostracodermi se cunosc osteostraci (Osteostraci – *Cephalaspis lyelli* – Fig. 60-P, *Hemicyclaspis murchisoni* – Fig. 60-O), anaspide (Anaspida – *Jaymoytius kerwoodi* – Fig. 60-K, *Birkenia elegans* – Fig. 60-N), heterostraci (Heterostraci – *Pteraspis rostratus* – Fig. 60-L), thelodonţi (Thelodonti – *Thelodus, Lanarkia* – Fig. 60-M). Peştii (primele gnatostomate) apar şi se diversifică rapid în Silurian. Acum apar acanthodienii (Acanthodii – *Climatius*, Fig. 61), cei mai vechi peşti cunoscuţi.

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l - l a g u n a r. Fauna continental - lagunară este alcătuită din vertebrate agnate şi din artropode gigantostracee (Eurypterida) şi miriapode (Myriapoda).

Dintre fosilele Silurianului, cea mai mare importanţă stratigrafică o prezintă graptoliţii, brachiopodele şi conodontele.

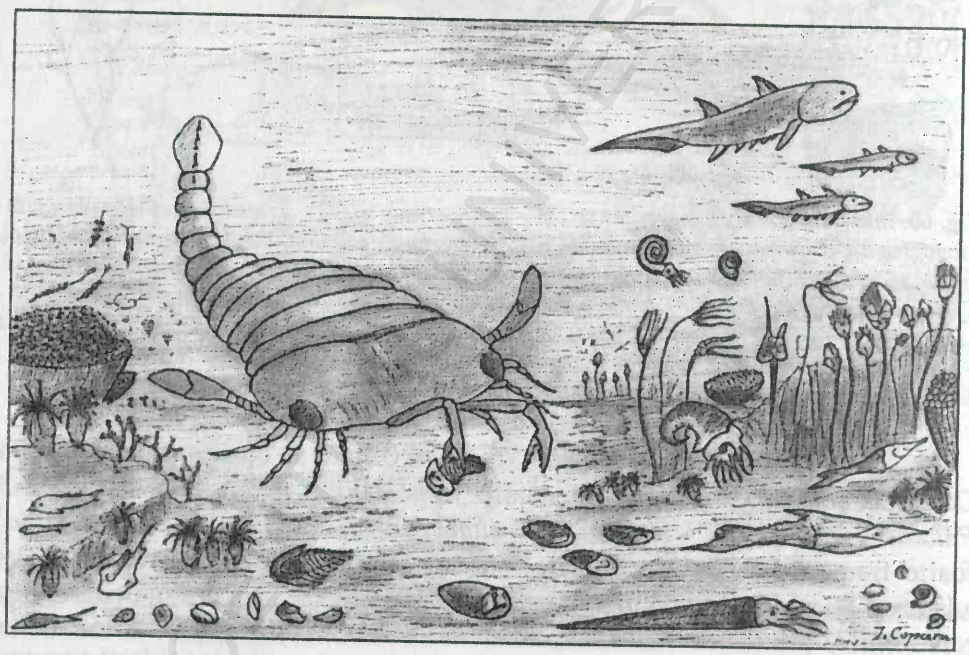


Fig. 61. Viaţa în Silurian. Marea siluriană cuprindea cele mai multe dintre vieţuitoarele timpului. Vertebratele sunt reprezentate prin mici ostracodermi (*Pharingolepis* şi *Thelodus*, colţ-stânga, *Pteraspis*, margine-dreapta) şi peşti acanthodieni (*Climatius*, sus-stânga). Cei mai mari prădători aparţineau nevertebratelor: *Pterygotus,* merostomat eurypterid de peste 2 metri lungime. Nevertebratele sunt reprezentate prin trilobiţi, corali tabulaţi (*Favosites*, stânga-sus), tetracorali (stânga-jos), cistoidee, nautiloidee: *Ophidioceras* (margine-dreapta,), *Phragmoceras* (centru-dreapta), cu cochilie endogastrică, *Gomphoceras* (prim-plan, mijloc), *Orthoceras* (jos-stânga); brachiopode (jos-stânga). În masa apei, graptoliţii axonofori constituie elementul de bază al zooplanctonului (sus-stânga).

Perioada DEVONIANĂ
(-417 – 354 m.a.)

Denumirea perioadei vine de la comitatul Devonshire din peninsula Cornwall (sud-vestul Angliei) unde a fost separat prima dată acest sistem (A. Sedgwick şi R. Murchison, 1839).

Devonianul este timpul care a trecut de la dispariţia marii majorităţi a graptoliţilor şi până la apariţia brachiopodului *Productus* şi a amonoideului *Pericyclus*. A durat în jur de 63 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 62). Devonianul a fost o perioadă de „linişte" tectonică. Acum aproximativ 400 m.a., în Devonianul inferior, Oceanul Iapetus era închis. În urma orogenezei caledoniene, uscatul Baltica s-a unit cu uscatul Laurenţia, constituind „Continentului Gresiei Roşii Vechi", numit aşa după culoarea depozitelor formate într-un climat arid. Printr-o serie de regresiuni, suprafaţa uscatului s-a mărit. O acţiune puternică au avut şi factorii externi care au modelat lanţurile muntoase, materialul erodat fiind depus în marile geosinclinale existente.

În Devonianul mediu Europa şi jumătatea nordică a Americii de Nord erau traversate de ecuator, iar Polul Sud era situat în partea sudică a Africii. Distanţa dintre Euramerica şi Gondwana nu era mare, judecând după faptul că 80% dintre nevertebratele Devonianului superior sunt comune Europei, Americii de Nord şi Africii.

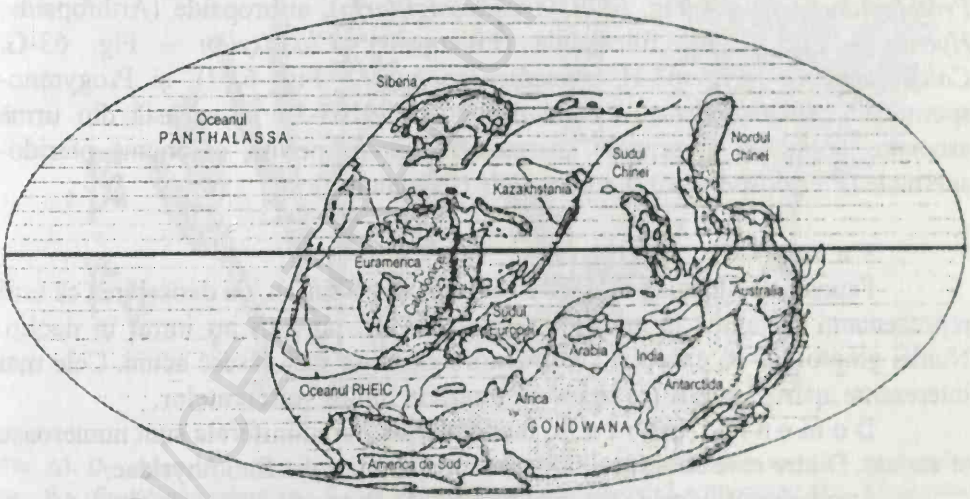


Fig. 62. Devonian inferior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 390 m.a.; prin sudarea uscatului Laurenţia la uscatul Baltica, în urma orogenezei caledoniene, s-a format „Continentul Gresiei Roşii Vechi" (după C. R. Scotese, 2002).

Clima. În Devonian erau diferenţiate trei mari zone climatice: o zonă aridă, în continentele nordice (explicată prin acumulări de evaporite, gresii roşii, conglomerate), o zonă mai

rece la latitudini mari, pe continentul sudic, şi o zona tropicală în partea de mijloc. În domeniul marin, la aceleaşi latitudini cu „Continentul Gresiei Roşii Vechi" s-au găsit faciesuri recifale, ceea ce indică o climă caldă în această zonă geografică.

Viaţa în Devonian

Începând cu Devonianul, flora şi fauna cunosc o mare dezvoltare, atât în mări, cât şi pe continente (Fig. 67, Fig. 68, Fig. 69).

Flora

Domeniul marin. Flora marină este reprezentată de algele calcaroase.

Domeniul continental-lagunar. Flora continentală este reprezentată prin charofite (Charophyta – alge verzi superioare), muşchi (Bryophyta) şi plante vasculare (Pteridophyta şi primele Gymnospermae).

În decursul perioadei, pteridofitele formează două asociaţii distincte: o asociaţie de zone umede, mlăştinoase (în Devonianul inferior-mediu), în care dominante erau psilopsidele (Psilopsida: *Rhynia* – Fig. 63-A, *Horneophyton*, *Psilophyton* – Fig. 63-B, *Sciadophyton* – Fig. 63-C), şi o asociaţie de locuri mai uscate compusă din lepidopside (Lepidopsida: *Asteroxylon* – Fig. 63-D, *Protolepidodendron* – Fig. 63-E, *Archaeosigillaria*), arthropside (Arthropsida: *Hyenia* – Fig. 63-F), filicopside (Filicopsida: *Cladoxylon* – Fig. 63-G, *Calamophyton* – Fig. 63-H, *Pseudosporochnus* – Fig. 63-I), şi Progymnospermidae (*Aneurophyton, Archaeopteris* – Fig. 63-J). În această din urmă asociaţie se includ şi primele spermatofite gimnosperme, şi anume pteridospermele (Pteridospermae) şi cordaitalele (Cordaitales).

Fauna

Fauna este alcătuită din aceleaşi grupe din Silurian, cu deosebirea că unii reprezentanţi au ajuns la apogeul dezvoltării lor, iar alţii au intrat în declin. Numai graptoliţii, cu excepţia celor dendroizi, nu se mai găsesc acum. Cele mai interesante apariţii faunistice se înregistrează în lumea vertebratelor.

Domeniul marin. În fauna marină, foraminiferele sunt numeroase şi variate. Dintre cele cu test calcaros, acum apare familia Endothyridae.

Stromatoporoideele (Stromatoporoidea) ating apogeul dezvoltării lor, în Devonianul mediu (*Actinostroma* – Fig. 65-B, *Clathrodictyon, Stromatopora* – Fig. 65-A), participând la construcţiile recifale alături de tetracorali şi tabulaţi.

Celenteratele sunt foarte importante, fiind reprezentate în special prin anthozoare. Tetracoralii, solitari şi coloniali, ajung la apogeul dezvoltării lor. Se cunosc reprezentanţi din mai multe familii: Goniophyllidae (*Calceola sandalina* – Fig. 65-F), Ptenophyllidae (*Acanthophyllum fibratum, Dohmophyllum*

helianthoides – Fig. 65-D) Phillipsastreidae (*Hexagonaria hexagona* – Fig. 65-C, *Disphyllum goldfussi*), Cystiphyllidae (*Cystiphyllum vesiculosum* – Fig. 65-E).

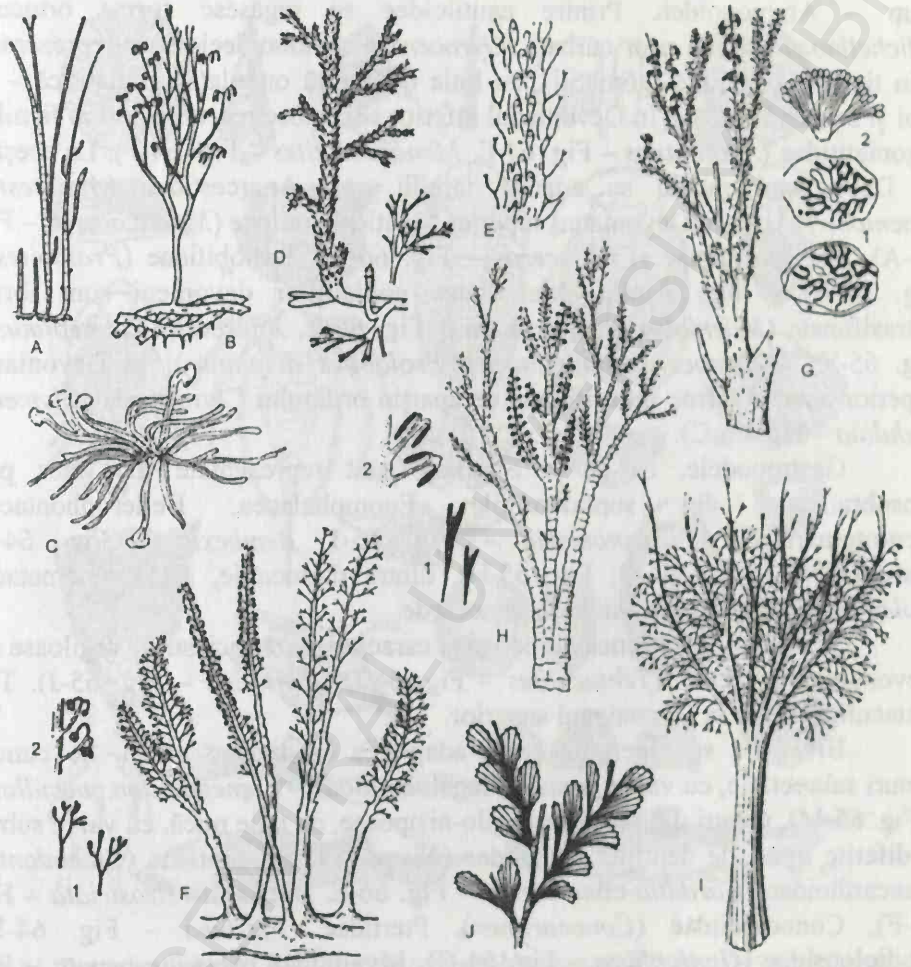


Fig. 63. Devonian. A – *Rhynia sp.*; B – *Psilophyton sp.*; C – *Sciadophyton sp.*; D – *Asteroxylon sp.*; E – *Protolepidendron sp.*; F – *Hyenia elegans*: 1 – frunze; 2 – sporangi; G – *Cladoxylon scoparium*: 1 – secțiuni transversale prin tulpină; 2 – frunze fertile; H – *Calamophyton primaevum*: 1 – frunze; 2 – sporangi; I – *Pseudosporochnus nodosus*; J – *Archaeopteris latifolia* (ramură cu frunze) (A, B, D, J după E. Saulea, 1967; C, E-J după I. Petrescu și O. Dragastan, 1981).

Tabulații sunt numeroși dar încep să prezinte semne de regres. Din Silurian se continuă genurile *Favosites, Alveolites, Heliolites*. Apar însă și unele

genuri noi, cu importanță stratigrafică (*Pleurodictyum problematicum* – Fig. 64-A).

Dintre moluşte, cefalopodele sunt cele mai importante. Acestea sunt reprezentate prin nautiloidee (Nautiloidea), care intră în regres, şi dintr-un nou grup – Ammonoidea. Printre nautiloidee se regăsesc forme ortocone (*Michelinoceras*) sau uşor curbate (*Gyroceras*). Amonoideele sunt reprezentate prin tipurile primitive (goniatiți), cu linia de sutură ondulată (goniatitică – cu lobi şi sele nedivizate). În Devonianul inferior se cunosc reprezentanți ai familiei Agoniatitidae (*Agoniatites* – Fig. 64-E, *Mimagoniatites* – Fig. 64-F). La aceştia, în Devonianul mediu se adaugă familii noi: Anarcestidae (*Anarcestes*, *Maenioceras*), iar în Devonianul superior Manticoceratidae (*Manticoceras* – Fig. 66-A), Cheiloceratidae (*Cheiloceras* – Fig. 66-D), Prolobitidae (*Prolobites* – Fig. 66-B) şi alte familii. Majoritatea goniatiților devonieni sunt forme extrasifonate (*Maenioceras terebratum* – Fig. 65-L, *Anarcestes lateseptatus* – Fig. 65-K, *Manticoceras intumescens*, *Prolobites delphinus*). În Devonianul superior apar şi forme intrasifonate ce aparțin ordinului Clymeniida (*Clymenia undulata* – Fig. 66-C).

Gastropodele, ca şi în Silurian, sunt reprezentate mai ales prin prosobranhiate din suprafamiliile: Euomphalacea, Bellerophontacea, Pleurotomariacea (*Pleurotomaria* – Fig. 65-I, *Bembexia* – Fig. 64-C, *Murchisonia* – Fig. 64-B, Fig. 65-H), dintre diotocarde, şi Loxonematacea (*Soleniscus* – Fig. 65-G), dintre monotocarde.

Tentaculiții sunt încă numeroşi şi caracterizează faciesurile argiloase ale Devonianului inferior (*Tentaculites* – Fig. 64-D, *Styliolina* – Fig. 65-J). Toți tentaculiții dispar în Devonianul superior.

Bivalvele se diversifică prin adaptarea la diverse medii. Se cunosc genuri subrecifale, cu valve groase (Megalodontidae – *Eumegalodon cucullatus* – Fig. 65-M), genuri din faciesuri argilo-nisipoase, de talie mică, cu valve subțiri şi diferite tipuri de dentiție: Nuculidae (*Nucula*), Ctenodontidae (*Ctenodonta*), Praecardioidae (*Cardiola concentrica* – Fig. 66-E, *Buchiola retrostriata* – Fig. 66-F), Conocardiidae (*Conocardium*), Pteriidae (*Pterinea* – Fig. 64-H), Modiolopsidae (*Goniophora* – Fig. 64-G), Myalinidae (*Myalina ornata* – Fig. 66-G).

Artropodele sunt reprezentate prin trilobiți, merostomate (gigantostracei) şi ostracode. Trilobiții sunt destul de numeroşi dar din Devonianul superior numărul lor scade vertiginos. Ei sunt reprezentați prin ordinele Ptychopariida (*Scutellum paliferum* – Fig. 64-J, *Harpes ungula* – Fig. 64-K, *Proetus cuvieri* – Fig. 65-N, *Cyrtosymbole* – Fig. 66-H), Phacopida (*Homalonotus crassicaudata*, *Phacops fecundus* – Fig. 64-I, *Asteropyge* – Fig. 64-L) şi Lichida (*Ceratarges* – Fig. 65-O), care prezintă şi importanță stratigrafică locală. Gigantostraceii sunt

reprezentați prin aceleași genuri din Silurianul superior, dar mult mai frecvent (*Stylonurus* – Fig. 64-M). De asemenea, ostracodele se prezintă cu genuri cunoscute încă din Silurian.

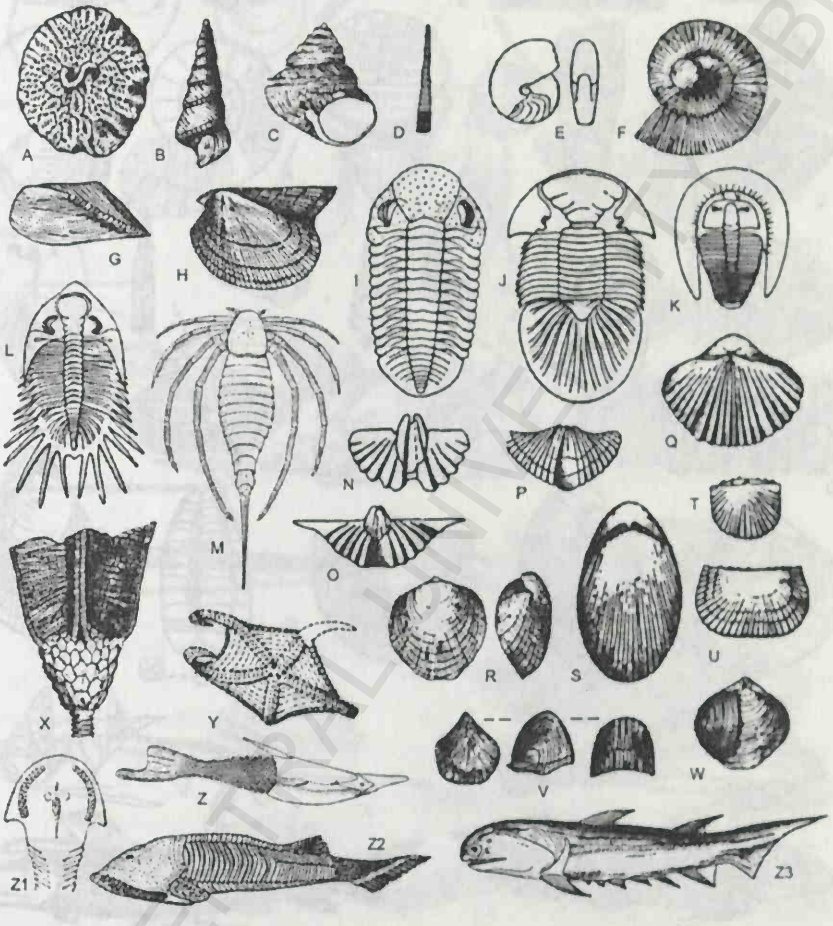


Fig. 64. Devonian inferior. A – *Pleurodictyum problematicum*; B – *Murchisonia bilineata*; C – *Bembexia larteti*; D – *Tentaculites schlotheimi*; E – *Agoniatites fideli*; F – *Mimagoniatites zorgensis*; G – *Goniophora secans*; H – *Pterinea lineata*; I – *Phacops fecundus*; J – *Scutellum paliferum*; K – *Harpes ungula*; L – *Asteropyge punctata*; M – *Stylonurus sp.*; N – *Acrospirifer primaevus*; O – *Euryspirifer arduennensis*; P – *Hysterolites hystericus*; Q – *Pentamerus (Sieberella) sieberi*; R – *Atrypa reticularis*; S – *Rensselaeria strigiceps*; T – *Chonetes plebeja*; U – *C. sarcinulata*; V – *Uncinulus henrici*; W – *Athyris concentrica*; X – *Ctenocrinus typus*; Y – *Encrinaster (Euzonosoma) tischbeini*; Z – *Pteraspis sp.*; Z1 – *Kiaeraspis sp.*; Z2 – *Cephalaspis sp.*; Z3 – *Climatius sp.* (C, D-H, L, N-S, X, Z-Z2 după N. Tătărâm, 1988; A, B, I-K, T, U, Y după E. Saulea, 1967; M, Z3 după D. Patrulius, 1971).

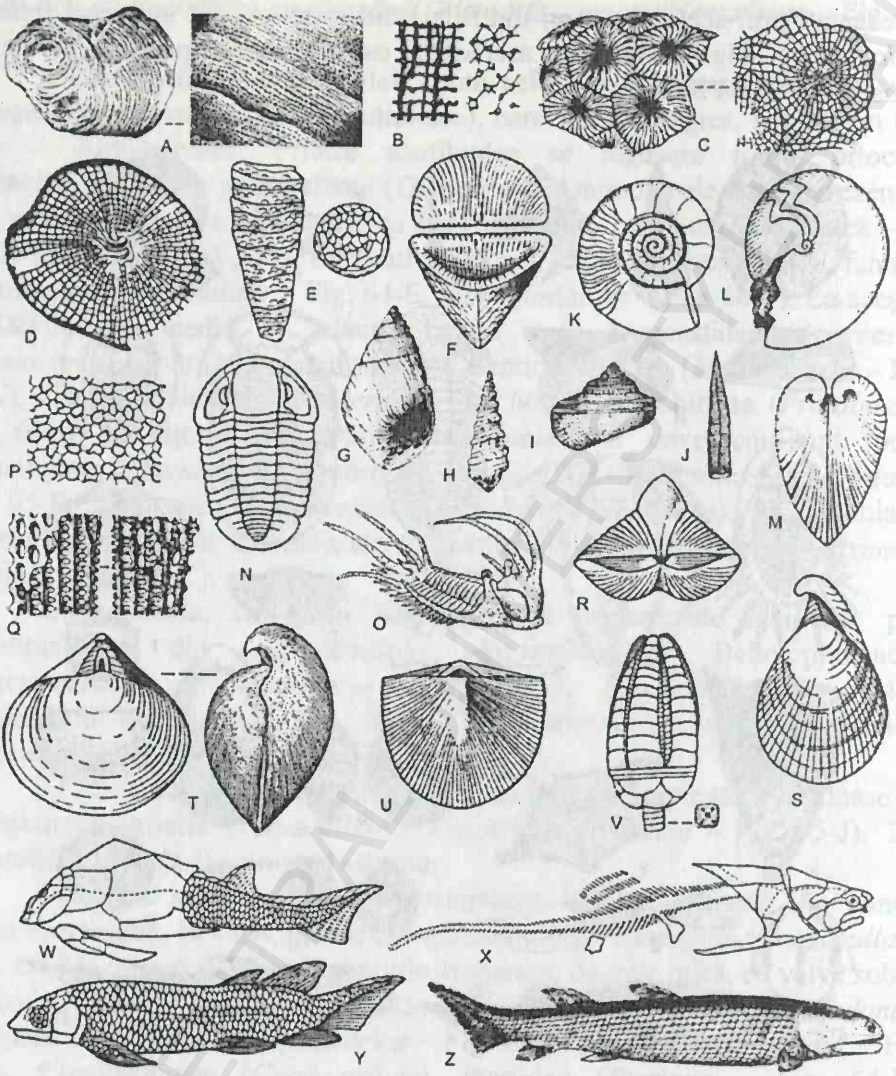


Fig. 65. Devonian mediu. A – *Stromatopora sp.*; B – *Actinostroma clathratum*; C – *Hexagonaria hexagona*; D – *Cyathophyllum (Dohmophyllum) helianthoides*; E – *Cystiphyllum (Mesophyllum) vesiculosum*; F – *Calceola sandalina*; G – *Soleniscus subcostatus*; H – *Murchisonia binodosa*; I – *Pleurotomaria (Euryzone) delphinuloides*; J – *Styliolina fissurella*; K – *Anarcestes lateseptatus*; L – *Maenioceras terebratum*; M – *Megalodon (Eumegalodon) cucculatus*; N – *Proetus cuvieri*; O – *Ceratarges armatus*; P – *Fistulipora eifeliensis*; Q – *Unitrypa lata*; R – *Spirifer (Paraspirifer) cultrijugatus*; S – *Uncites gryphus*; T – *Stringocephalus burtini*; U – *Orthotetes umbraculum*; V – *Cupressocrinites crassus*; W – *Pterichthyodes milleri*; X – *Coccosteus decipiens;* Y – *Dipterus valenciennesi*; Z – *Osteolepis sp.* (A după L. Davitaşvili, 1956; B-F, K-N, P-Y, W după E. Saulea, 1967; O după D. Patrulius, 1971; Z după Traquair şi Woodward, în A. S. Romer, 1959).

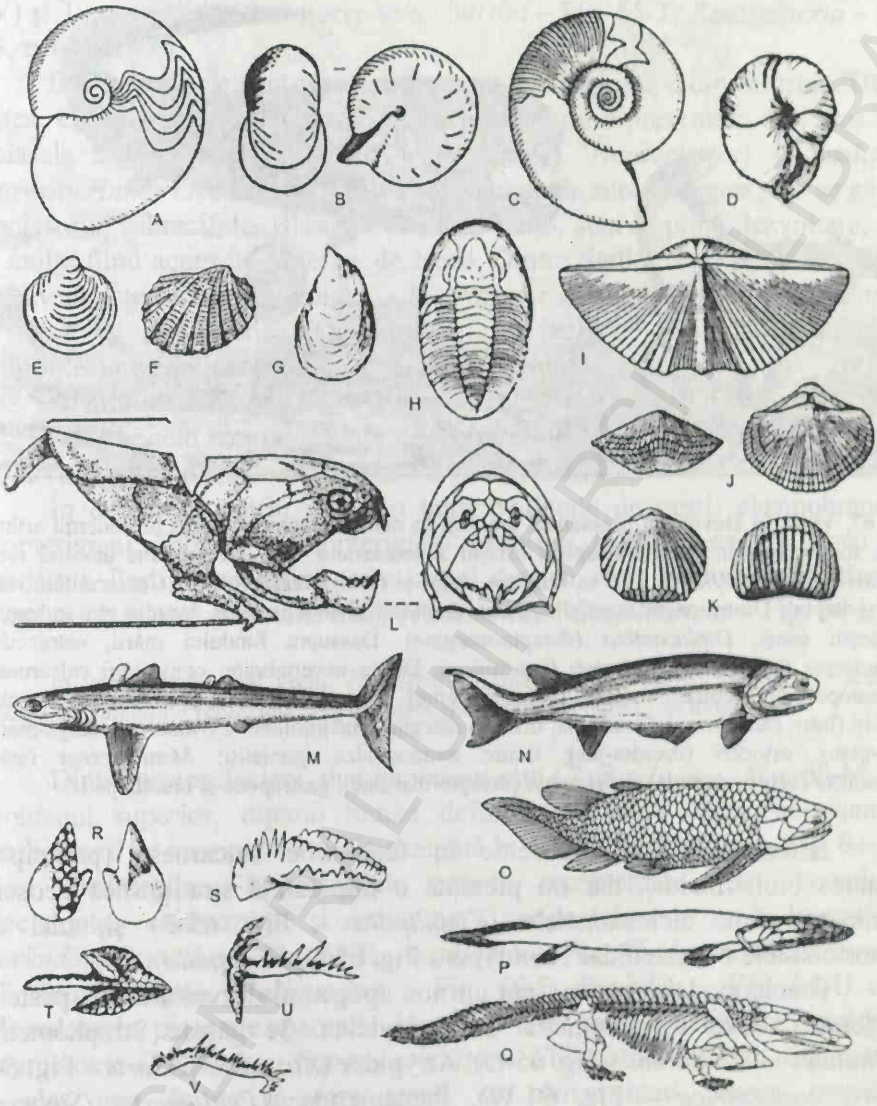


Fig. 66. Devonian superior. A – *Manticoceras intumescens*; B – *Prolobites delphinus*; C – *Clymenia (Kosmoclymenia) undulata*; D – *Cheiloceras subpartitum*: E – *Cardiola concentrica*; F – *Buchiola retrostriata*; G – *Myalina ornata*; H – *Cyrtosymbole (Waribole) conifera*; I – *Spirifer (Cyrtospirifer) verneuili*; J – *Spirifer (Theodossia) anossofi*; K – *Rhynchonella (Hypothyridina) cuboides*; L – *Dunkleosteus sp.*; M – *Cladoselache sp.*; N – *Cheirolepis sp.*; O – *Holoptychius flemingi*; P – *Panderichthys sp.*; Q – *Ichthyostega sp.*; R – *Icriodus sp.*; S – *Polygnathus sp.*; T – *Ancyrodella sp.*; U – *Roundya sp.*; V – *Angulodus sp.* (A-C, E, F-K după E. Saulea, 1967; G, H, R-V după N. Tătărâm, 1988; L după M. Filipescu, 1971; M-O după D. Patrulius, 1971; P după M. Benton, 2000; Q după Jarvik, în K. V. Kardong, 1998).

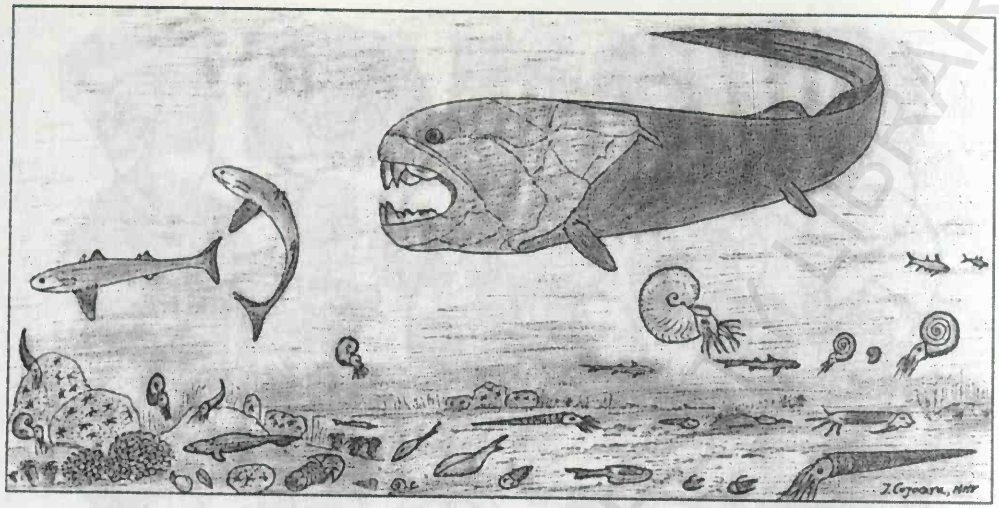


Fig. 67. Viaţa în Devonian (domeniul marin). În mările devoniene peştii placodermi arthrodiri deţin supremaţia. În centrul imaginii uriaşul *Dunkleosteus* de 7 m lungime atacând rechinii primitivi *Cladoselache*, de 1,10 m lungime. Apar şi rechini mai evoluaţi (*Ctenacanthus*, siluete centru-drapta). Dintre peştii acantodieni, buni înotători şi de talie mică, înrudiţi mai îndeaproape cu peştii osoşi, *Diplacanthus* (dreapta-margine). Deasupra fundului mării, ostracodermi: *Cephalaspis* (stânga), *Drepanaspis* (jos-mijloc). Dintre nevertebrate: construcţii calcaroase de stromatoporoidee (colonii masive, stânga-margine); tetracorali solitari şi coloniali (jos-stânga); trilobiţi (între care uriaşul *Terataspis*, dreapta-margine); nautiloidee: *Cyrtoceras* (stânga-margine, prim-plan), ortoceri (dreapta-jos); dintre ammonoidee, goniatiţi: *Manticoceras* (stânga), *Agoniatites* (centru-dreapta) şi *Clymenia* (dreapta-margine); gastropode şi brachiopode.

Briozoarele sunt frecvente în faciesurile calcaroase (participă la formarea biohermelor), dar nu prezintă o importanţă stratigrafică deosebită. Dominante sunt ciclostomatele (*Fistulipora* – Fig. 65-P) şi, mai ales, criptostomatele Fenestellidae (*Unitrypa* – Fig. 65-Q, *Fenestella*).

Brachiopodele au cunoscut un nou apogeu al dezvoltării lor (peste 250 de genuri), după cel înregistrat în Ordovician. Se găsesc Strophomenidae (*Orthotetes umbraculum* – Fig. 65-U), Atrypidae (*Atrypa reticularis* – Fig. 64-R, *Athyris concentrica* – Fig. 64-W), Pentameridae (*Pentamerus (Sieberella) sieberi* – Fig. 64-Q), Productidae (*Chonetes plebeja* – Fig. 64-T, *C. sarcinulata* – Fig. 64-U), cunoscute încă din Silurian. Spiriferidele (Spiriferida) sunt numeroase, multe dintre ele fiind caracteristice: *Spirifer (Euryspirifer) arduennensis* – Fig. 64-O, *S. (Hysterolites) hystericus* – Fig. 64-P, *S. (Acrospirifer) primaevus* – Fig. 64-N, *S. (Paraspirifer) cultrijugatus* – Fig. 65-R, *Spirifer (Theodossia) anossofi* – Fig. 66-J, *S. (Cyrtospirifer) verneuli* – Fig. 66-I, şi *Uncites gryphus* – Fig. 65-S, nou apărută. Se mai întâlnesc Rhynchonellida (*Rhynchonella (Hypothyridina) cuboides* – Fig. 66-K, *Uncinulus henrici* – Fig.

64-V) şi Terebratulida (*Stringocephalus burtini* – Fig. 65-T, *Rensselaeria* – Fig. 64-S, nou apărute).

Echinodermele sunt reprezentate prin aceleaşi grupe din Silurian. Dintre acestea, crinoideele sunt cele mai numeroase, fiind reprezentate mai ales prin subclasele Camerata (*Ctenocrinus* – Fig. 64-X, *Hexacrinites*) şi Inadunata (*Cupressocrinites crassus* – Fig. 65-V). Cystoideele sunt în regres; ele se găsesc în faciesurile subrecifale. Blastoideele, în schimb, sunt în plină dezvoltare, cele mai multe fiind acum în America de Nord. Dintre Stelleroidea se găsesc destul de frecvent asteroidee (Asteroidea – *Encrinaster (Euzonosoma) tischbeinimm* – Fig. 64-Y) şi ophiuroidee (Ophiuroidea), în faciesuri pelitice. Echinoideele (Echinoidea) nu sunt deosebite faţă de cele siluriene.

Graptoliţii sunt foarte rari şi reprezentaţi numai de cei dendroizi.

Vertebratele cunosc o mare dezvoltare, în Devonian acestea adaptându-se şi la viaţa pe uscat şi respiraţia exclusiv atmosferică.

În domeniul marin exista o mare varietate de peşti: elasmobranchii, crosopterigieni, dipnoi, actinopterigieni primitivi (Chondrostei) şi, mai rar, placodermi. Peştii placodermi, care iniţial duceau viaţă bentonică, au devenit treptat buni înotători şi de talie mare (*Titanichthys, Dunkleosteus* – Fig. 66-L).

În unele lucrări mai vechi, *Dunkleosteus* apare sinonimizat cu *Dinichthys*; acum se consideră că *Dinichthys* reprezintă un gen aparte şi de talie mai mică (1 m lungime).

Dintre protoselacienii, mai important este *Cladoselache* – Fig. 66-M. Din Devonianul superior, dipnoii rămân definitiv în apele dulci, continentale. Acanthodienii îşi continuă evoluţia începută în Silurian (*Climatius* – Fig. 64-Z3).

Microfosile. Microfosilele sunt reprezentate de conodonte, scolecodonte, chitinozoare şi acritarche. Conodontele sunt mult diversificate (*Ozarkodina, Icriodus* – Fig. 66-R, *Angulodus* – Fig. 66-V, *Ancyrodella* – Fig. 66-T, *Scaphignathus, Polygnathus* – Fig. 66-S, *Roundya* – Fig. 66-U etc.). Scolecodontele, piese ale aparatului bucal ale unor anelide polichete, sunt destul de numeroase (*Leodicites, Staurocephalites*). Chitinozoarele sunt reprezentate mai ales prin forme la care testul are ornamentaţii foarte ramificate (*Angochitina, Gotlandochitina*). Acritarchele sunt, de asemenea, frecvente (*Pterospermopsis*, *Polyedryxium* etc.).

Domeniul continental-lagunar. Fauna lagunar-continentală s-a dezvoltat în terenurile mlăştinoase situate la marginea mării sau în interiorul continentelor şi în lacuri. Se cunosc moluşte (primele bivalve de apă dulce – *Archanodon*), artropode (miriapode, insecte apterigote, arachnide, merostomate euripteride) şi diverse vertebrate: agnate (*Cephalaspis* – Fig. 64-

Z2, *Pteraspis* – Fig. 64-Z, *Kiaeraspis* – Fig. 64-Z1), peşti placodermi (*Coccosteus* – Fig. 65-X, *Pterichthyodes* – Fig. 65-W), peşti osoşi: chondrostei (*Cheirolepis* – Fig. 66-N), crosopterigieni (*Osteolepis* – Fig. 65-Z, *Holoptychius* – Fig. 66-O, *Panderichthys* – Fig. 66-P), dipnoi (*Dipterus* – Fig. 65-Y) şi primele tetrapode – amfibienii, apăruţi în Devonianul superior, şi reprezentate prin stegocefali: *Acanthostega, Ichthyostega* – Fig. 66-Q (Groenlanda), *Elpistostege* (Canada), *Tulerpeton* (Rusia), *Metaxygnathus* (Australia). Amfibienii reprezintă nivelul atins de evoluţia regnului animal în Devonian.

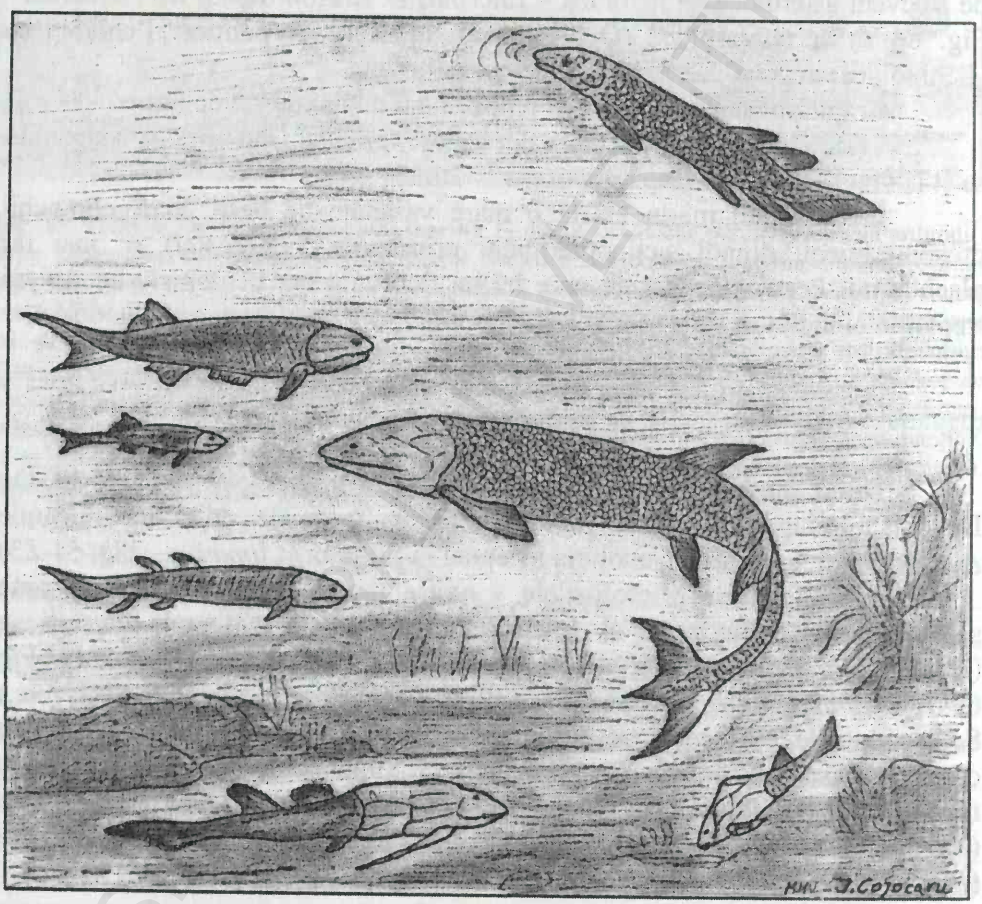


Fig. 68. Viaţa în Devonian (domeniul continental dulcicol). În fluviile şi lacurile Devonianului au cunoscut o mare dezvoltare peştii sarcopterigieni: crosopterigieni şi dipnoi. Crosopterigienii sunt reprezentaţi prin rhipidistieni: *Eusthenopteron* (centru), de 1,5 m lungime, cu codala trilobată, şi *Osteolepis* (stânga-mijloc); deasupra, un dipnoi (*Dipterus*) luând aer de la suprafaţa apei. Peştii osoşi actinopterigieni sunt reprezentaţi acum prin chondrostei (*Cheirolepis*, stânga-sus). În cadrul bentosului se remarcă placodermi antiarchi: *Bothriolepis* (stânga) şi *Pterichthyodes* (dreapta).

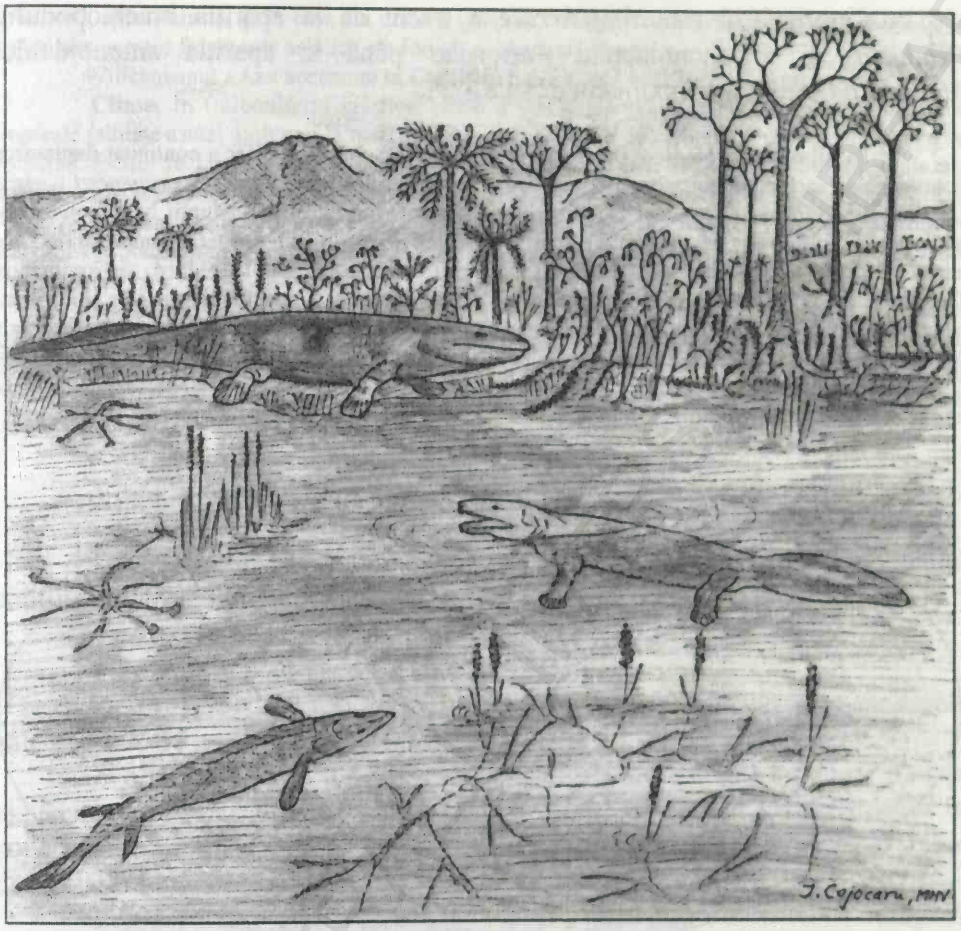


Fig. 69. Viața în Devonian (domeniul continental). În Devonianul superior își fac apariția, la marginea bazinelor acvatice continentale, primele tetrapode. În imagine: *Ichthyostega*, 1,10 m lungime (sus) și o formă mai primitivă, *Acanthostega* (centru); *Panderichthys* (stânga-jos), un crosopterigian osteolepiform apropiat de strămoșii tetrapodelor. În fundal: asociație vegetală de psilopside (*Rhynia, Psilophyton*), lepidopside ierboase (*Asteroxylon*) și arborescente (printre care *Cyclostigma,* de 4 m înălțime – dreapta). Vegetația acvatică cuprinde psilopside: *Zosterophyllum* (prim-plan) și *Sciadophyton* (stânga-margine).

Perioada CARBONIFERĂ

(-354 - 292 m.a.)

Denumirea perioadei (Phillips și Conybeare, 1822) se referă la faptul că stratele depuse în aceste timpuri conțin depozite importante de cărbuni.

Carboniferul este timpul care a trecut de la apariția brachiopodului *Productus* și a amonoideului *Pericyclus* până la apariția amonoideului *Medlicottia*. A durat aproximativ 62 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 70). În Carbonifer a continuat deplasarea continentelor spre nord. În partea de mijloc a Carboniferului inferior are loc *orogeneza varisc*ă (numită și *hercinică* în sens mai restrâns, inițial pentru Masivul Harz). Munții hercinici, situați acum în vestul Europei, Africa de Nord și estul Americii de Nord, s-au format la contactul, în zona ecuatorului, dintre supercontinentul sudic Gondwana, care se deplasa spre nord, și Continentul Gresiei Roșii Vechi, situat în Emisfera Nordică. Apropierea și contactul dintre cele două mari uscaturi încep să prefigureze supercontinentul Pangaea. Mișcările epirogenice au fost destul de intense: mișcări de coborâre în nordul geosinclinalului varisc și vestul geosinclinalului uralian, în Carboniferul inferior, și mișcări de ridicare în Africa de Nord, la sfârșitul perioadei. Agenții externi erodează acum munții caledonieni.

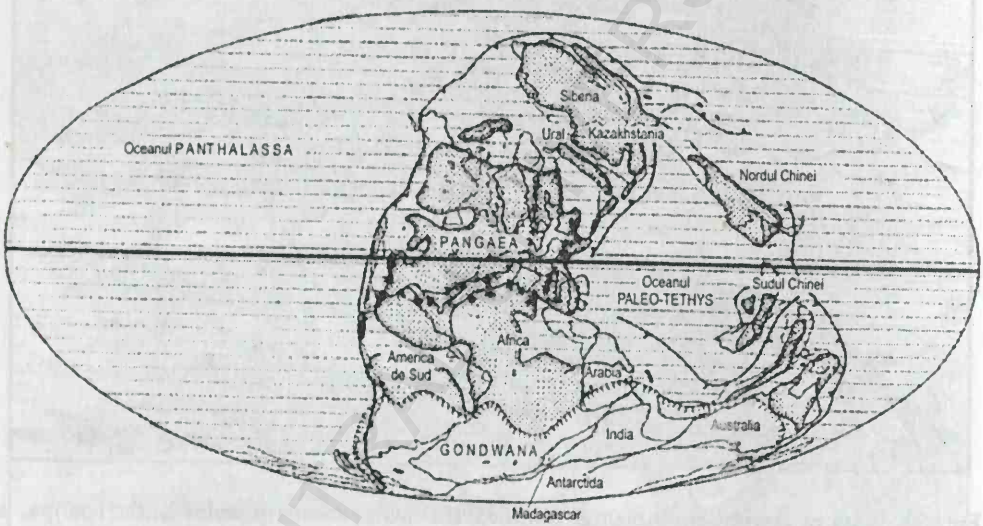


Fig. 70. Carbonifer superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 306 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Spre sfârșitul Erei Paleozoice, majoritatea oceanelor care s-au deschis prin fragmentarea Pannotiei au fost consumate pe măsură ce continentele au intrat în coliziune, formând supercontinentul Pangaea. Centrat pe ecuator, Pangaea se întindea de la polul Sud la Polul Nord și separa Oceanul Paleo-Tethys la est de Oceanul Panthalassa la vest.

Cuvântul „Pangaea" înseamnă „tot uscatul", dar în Emisfera Estică existau mase de uscat ce nu erau incluse în Pangaea: China de Nord și China de Sud, precum și o înlănțuire de insule ce au format continentul Cimmeria. Cimmeria includea: Turcia, Iran, Afghanistan, Tibet, Indochina și Malaya.

Cimmeria s-a desprins, se pare, din marginea Indo-australiană a Gondwanei, în timpul Carbonifer superior–Permian inferior. Împreună cu continentele chinezești, Cimmeria s-a deplasat

spre nord, spre Eurasia, şi în cele din urmă a intrat în coliziune cu Siberia, în Triasic. Abia după coliziunea acestor fragmente asiatice s-a format o adevărată Pangaea.

Vulcanismul a fost accentuat în Carbonifer şi a însoţit mişcările orogenice.

Clima. În Carboniferul inferior, clima a fost caldă şi umedă. În mediile continentale tropicale (situate astăzi mult mai la nord), s-au format depozite de cărbuni. În domeniul marin s-au construit recife. În Carboniferul superior, clima devine mai rece în Emisfera Sudică, unde s-a instalat o glaciaţiune puternică – glaciaţiunea gondwaniană (sudul Americii de Sud, sudul Africii, Antarctica, India, Australia), care a avut maximul acum circa 280 m.a. Retragerea gheţarilor la sfârşitul Carboniferului a corespuns cu o puternică transgresiune marină pe ţărmurile nordice ale Gondwanei.

La limita dintre Carboniferul inferior şi Carboniferul superior, în urma ridicărilor produse de orogeneza varisică, asociate cu începutul glaciaţiunii în Emisfera Sudică, a avut loc o importantă extincţie de ammonoidee, conodonte şi diferite grupe de nevertebrate; acum dispar peste 80% din corali, peste 60% din crinoidee, 50 % dintre foraminifere şi 15% dintre brachiopode.

Viaţa în Carbonifer

În Carbonifer flora şi fauna cunosc o dezvoltare mai mare în domeniul continental decât în domeniul marin.

Flora

Domeniul marin. Flora marină este reprezentată de algele calcaroase, care participă la construcţiile recifale.

Domeniul continental. Flora continentală cunoaşte o mare expansiune. Ea este dominată de pteridofite, care au format păduri imense în zonele umede, mlăştinoase. Trei clase de pteridofite cunosc acum o mare dezvoltare: Lepidopsida, Arthropsida şi Filicopisida.

Lepidopsidele sunt reprezentate prin forme arborescente ce atingeau înălţimi de 30-40 m şi grosimi la bază de până la 2 m (*Lepidodendron* – Fig. 71-A, Fig. 71-D, *Sigillaria* – Fig. 71-E-F). Tulpinile subterane (rizomii) fosilizate, numite *Stigmaria* – Fig. 71-H, ale acestor lepidopside arborescente sunt dispuse în unghi drept faţă de tulpina aeriană şi ramificate dichotomic. Conurile lor sporifere au fost descrise sub numele de *Lepidostrobus*.

Artropsidele se impun şi ele prin forme arborescente, cu ramurile şi frunzele dispuse în verticil (*Asterocalamites* – Fig. 71-B, *Calamites*). Impresiunile izolate de frunze dispuse în rozetă, atribuite acum genului *Calamites* – Fig. 71-G, au fost iniţial denumite *Annularia* – Fig. 71-I. Alte artropside au dimensiuni mai mici, tulpină subţire şi port de liană (*Sphenophyllum* – Fig. 71-J-L).

Filicopsidele erau plante cu înfăţişarea ferigilor arborescente actuale din regiunile tropicale, care purtau la extremitatea tulpinii un buchet de frunze mari, compuse, numite *fronde*.

Fig. 71. Carbonifer inferior. A – *Lepidodendron veltheimi*; B – *Asterocalamites scrobiculatus*; C – *Rhacopteris circularis*. **Carbonifer superior.** D – *Lepidodendron aculeatum*; E – *Sigillaria elegans*; F – *S. elongata*; G – *Calamites suckowi*; H – *Stigmaria ficoides*; I – *Annularia stellata*; J – *Sphenophyllum verticillatum*; K – *S. cuneifolium*; L – *Sphenopteris hoeninghausi*; M – *S. ovata*; N – *S. striata*; O – *Pecopteris arborescens*; P – *Neuropteris ovata*; Q – *Alethopteris lonchitica*; R – *Mixoneura sarana*; S – *Odontopteris reichiana*; T – *Taeniopteris jejunata*; U – *Alethopteris serli*; V – *Lonchopteris rugosa*; W – *Mariopteris muricata*; X – *Glossopteris browniana*; Y – *Angaridium potaninii*; Z – *Cordaites lingulatus*; Z1 – *Ginkgophyllum grasseti* (A, B, D-G, M, O-Q, S, V, W după E. Saulea, 1967; C, H, I-L, N, R, T, U, Z, Z1 după N. Tătărâm, 1988; X, Y după I. Petrescu și O. Dragastan, 1981).

Axul unei fronde este divizat în pene care, la rândul lor, sunt divizate în microfile cu nervațiune caracteristică numite *pinule*. Forma și nervațiunea pinulelor au o deosebită importanță în clasificarea filicopsidelor (ca și a primelor gimnosperme, de altfel).

Gimnospermele se diversifică. Alături de pteridofite, ele au participat la formarea celor mai mari zăcăminte de cărbuni. Primele gimnosperme, pteridospermele, aveau un aspect filicopsid, cu fronde în vârful tulpinii dar, ca toate spermatofitele, formau semințe. Genurile separate după tipul de pinule pot aparține fie filicopsidelor (*Rhacopteris* – Fig. 71-C), fie pteridospermelor (*Lyginopteris*, *Glossopteris* – Fig. 71-X, *Gangamopteris*, *Sagenopteris*, *Angaridium* – Fig. 71-Y), fie ambelor grupe: *Mariopteris* – Fig. 71-W, *Sphenopteris* – Fig. 71-L-M-N, *Neuropteris* – Fig. 71-P, *Pecopteris* – Fig. 71-O, *Mixoneura* – Fig. 71-R, *Lonchopteris* – Fig. 71-V, *Alethopteris* – Fig. 71-Q, Fig. 71-U, *Odontopteris* – Fig. 71-S.

La sfârșitul Carboniferului sunt semnalate și gimnosperme mai evoluate și anume: cordaitalele (Cordaitales – *Cordaites* – Fig. 71-Z), coniferele (Coniferales – *Walchia=Lebachia*), ginkgoale (Ginkgoales – *Ginkgophyllum* – Fig. 71-Z1) și posibile benetitale (*Taeniopteris* – Fig. 71-T).

În Carboniferul inferior și mediu, flora a avut o distribuție uniformă pe tot Globul. Începând cu Carboniferul superior (din Namurian) flora cunoaște o dezvoltare extraordinară, iar din partea superioară a Carboniferului superior (Stephanian) ea se diferențiază în patru provincii paleofloristice care se mențin până în Triasic: două provincii tropicale, situate între 25° și 50° latitudine nordică, cu plante ce ating înălțimi mari, fără inele de creștere anuale: provincia *euramericană* (America de Nord și Europa până la Ural) și provincia *cathaysiană* (China, Indochina), și două provincii de climat mai rece, cu variații sezoniere, cu plante de talie mică ce prezintă inele de creștere anuale: provincia *angariană* (nordul platformei Ruse, nordul Siberiei) și provincia *gondwaniană* (sudul Americii de Sud, Africii, India, sud-vestul Australiei, în care predomină *Glossopteris*).

F a u n a

Nevertebratele sunt reprezentate prin aceleași grupe principale din perioadele anterioare. Vertebratele sunt reprezentate prin pești, amfibieni și o nouă clasă de tetrapode – reptilele.

D o m e n i u l m a r i n. Fauna marină (Fig. 75) prezintă puține elemente de noutate față de cea devoniană. Foraminiferele cu test aglutinant sunt relativ numeroase: Textulariidae – *Cribrostomum, Climacammina* – Fig. 72-B. Dintre cele cu testul calcaros, o mare dezvoltare o au fusulininele (Fusulinina): Endothyridae (*Paraendothyra, Endothyra* – Fig. 72-A etc.), în Carboniferul

inferior, şi Fusulinidae (*Millerella* – Fig. 74-A, *Fusulinella* – Fig. 74-C, *Fusulina* – Fig. 74-B, *Triticites* – Fig. 74-D etc.), în Carboniferul mediu. Radiolarii au format roci silicioase (lidiene).

Stromatoporoidee sunt în regres, comparativ cu perioadele anterioare. Se cunosc Chaetetidae (*Chaetetes* – Fig. 74-E)

Dintre celenterate, tetracoralii sunt destul de numeroşi şi apar multe tipuri noi: Lonsdeleiidae (*Lonsdeleia* – Fig. 72-D), Lithostrotionidae (*Lithostrotion* – Fig. 72-H), Caniniidae (*Caninia* – Fig. 72-F), Aulophyllidae (*Dibunophyllum* – Fig. 72-G), Zaphrentidae (*Zaphrentis* – Fig. 72-C), Cyathaxoniidae (*Cyathaxonia*) şi altele. Tabulaţii intră acum într-un declin pronunţat. Se întâlnesc Pleurodictyidae (*Michelinia* – Fig. 72-E), Syringoporidae (*Syringopora*).

Dintre moluşte, mai importante sunt bivalvele care produc genuri cu specii noi: Pteriidae – *Posidonia* – Fig. 72-O, *Aviculopecten, Pterinopecten* – Fig. 74-K, *Dunbarella* – Fig. 72-N; Trigoniidae – *Protoschizodus*. Dintre gastropode, multe sunt asemănătoare celor din Devonian, dar apar şi genuri cu specii noi. Se cunosc Euomphalacea (*Euomphalus pentagulatus* – Fig. 72-J), Bellerophontacea (*Bellerophon bicarenus* – Fig. 72-I), Pleurotomariacea, care ating apogeul dezvoltării lor (*Baylea* – Fig. 72-M, *Murchisonia verneuliana* – Fig. 72-K), Loxonematacea (*Zygopleura* – Fig. 72-L) şi altele.

Cefalopodele nautiloidee sunt în regres şi reprezentate mai ales prin genuri cu cochilia înrulată. Ammonoideele, în schimb, sunt în plină evoluţie şi reprezentate prin goniatiţi. Dintre aceştia, unii au cochilia netedă: Imitoceratidae – *Imitoceras* – Fig. 72-R, *Gattendorfia* – Fig. 72-Q, alţii au cochilia mai mult sau mai puţin ornamentată ca cea a ammonoideelor din Mesozoic: Goniatitidae: *Pericyclus* – Fig. 72-P, *Goniatites* – Fig. 72-S, *Eumorphoceras* – Fig. 72-T, Fig. 74-F; *Reticuloceras* – Fig. 74-G, Gastrioceratidae: *Gastrioceras* – Fig. 74-H; Anthracoceratidae – *Anthracoceras* etc. La unele familii de goniatiţi, Pronoritidae (*Pronorites, Prouddenites* – Fig. 74-I) şi Schistoceratidae (*Schistoceras* – Fig. 74-J), linia de sutură prezintă o complicare progresivă, având unul sau mai mulţi lobi divizaţi (bilobaţi sau trilobaţi), prefigurând apariţia ceratiţilor din Permian. Goniatiţii prezintă importanţă stratigrafică.

Artropodele. Trilobiţii sunt într-un regres evident, fiind mai răspândiţi în Carboniferul inferior. Ei cuprind reprezentanţi dintr-o singură suprafamilie – Proetacea (*Proetus, Phillipsia gemmulifera* – Fig. 73-B, *Griffithides seminiferus* – Fig. 73-A).

Ostracodele sunt variate şi frecvente (mai ales în Carboniferul inferior).

Briozoarele sunt frecvente şi participă, în unele regiuni, la formarea de calcare zoogene. Mai numeroase sunt criptostomatele (*Archimedes* – Fig. 73-C, *Fenestella* – Fig. 73-D).

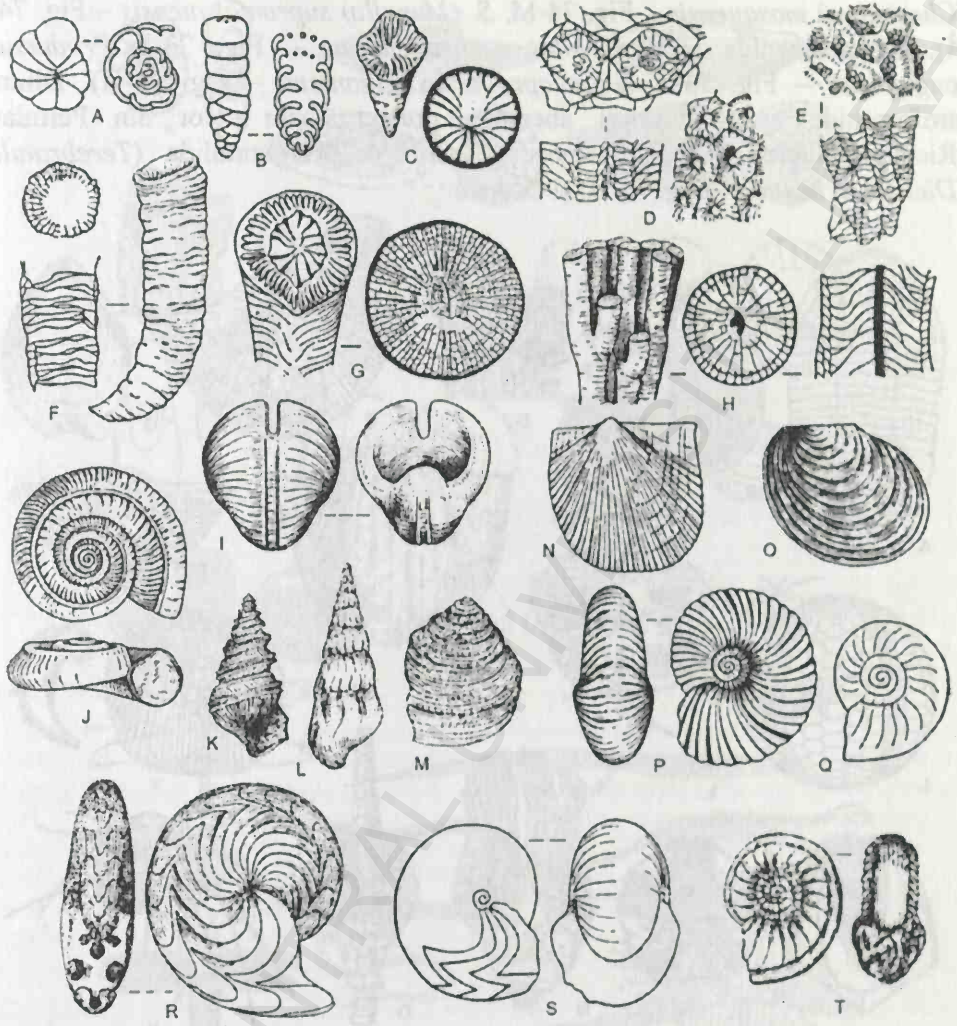


Fig. 72. Carbonifer inferior. A – *Endothyra bowmanni*; B – *Climacammina sp.*; C – *Zaphrentis delanouei*; D – *Lonsdeleia floriformis*; E – *Michelinia favosa*; F – *Caninia cornucopiae*; G – *Dibunophyllum vaughani*; H – *Lithostrotion irregulare*; I – *Bellerophon bicarenus*; J – *Euomphalus pentangulatus*; K – *Murchisonia verneuliana*; L – *Zygopleura rugifera*; M – *Baylea yvani*; N – *Pterinopecten (Dunbarella) papyraceus*; O – *Posidonia becheri*; P – *Pericyclus princeps*; Q – *Gattendorfia subinvoluta*; R – *Imitoceras rotatorium*; S – *Goniatites crenistria*; T – *Eumorphoceras sp.* (A-H, J după E. Saulea, 1967; I, K-M, R, T după N. Tătărâm, 1988).

Brachiopodele articulate sunt numeroase (se cunosc peste 1000 de specii), cu multe fosile caracteristice. Mai importante sunt cele din ordinele Spiriferida (*Spirifer tornacensis* – Fig. 73-E, *S. striatus* – Fig. 73-F, *S.*

(Choristites) mosquensis – Fig. 74-M, *S. (Munella) supramosquensis* – Fig. 74-N), Strophomenida (*Dictyoclostus semireticulatus* – Fig. 73-I, *Productus longispinus* – Fig. 73-J, *Gigantoproductus giganteus* – Fig. 73-H). Dintre strofomenide apar şi tipuri aberante, premergătoare celor din Permian (Richthofeniidae). Se mai cunosc o serie de Terebratulida (*Terebratula (Dielasma) hastata* – Fig. 73-G) şi Orthida.

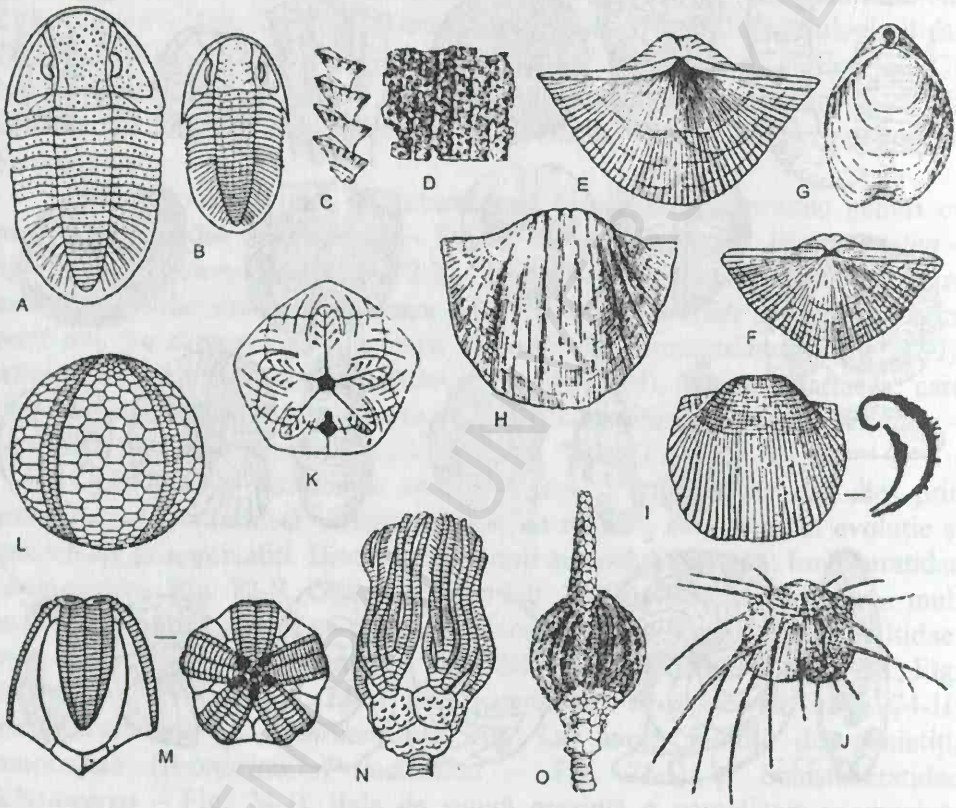


Fig. 73. Carbonifer inferior. A – *Griffithides seminiferus*; B – *Phillipsia gemmulifera*; C – *Archimedes wortheni*; D – *Fenestella sp.*; E – *Spirifer tornacensis*; F – *S. striatus*; G – *Terebratula (Dielasma) hastata*; H – *Gigantoproductus giganteus*; I – *Dictyoclostus semireticulatus*; J – *Productus longispinus*; K – *Codaster trilobatus*; L – *Palaechinus elegans*; M – *Pentremites godoni*; N – *Platycrinites hemisphaericus*; O – *Batocrinus pyriformis* (A, B, E, F, H, L-N după E. Saulea; C, D, G, I-K, O după N. Tătărâm, 1988).

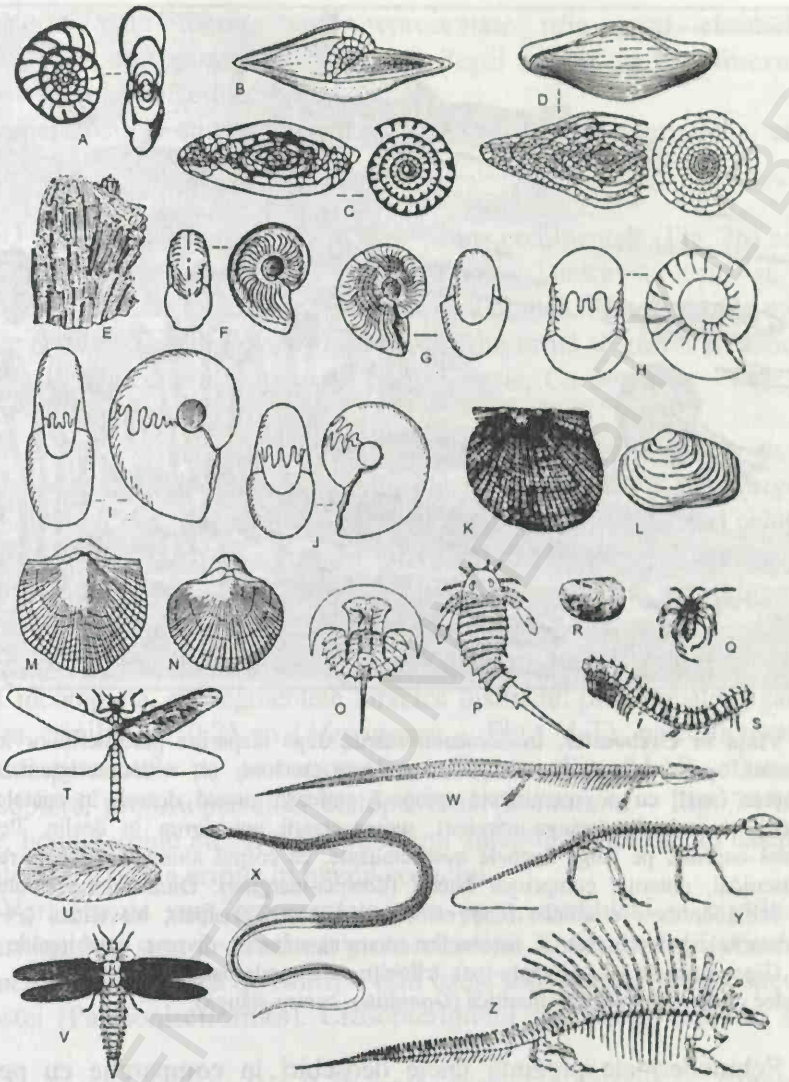


Fig. 74. Carbonifer superior. A – *Millerella marbiensis*; B – *Fusulina cylindrica*; C – *Fusulinella acuminata*; D – *Triticites sp.*; E – *Chaetetes radians*; F – *Eumorphoceras bisulcatum*; G – *Reticuloceras reticulatum*; H – *Gastrioceras listeri*; I – *Prouddenites primus*; J – *Schistoceras missouriense*; K – *Pterinopecten papyraceus*; L – *Carbonicola ovalis*; M – *Spirifer (Choristites) mosquensis*; N – *Spirifer (Munella) supramosquensis*; O – *Euproops rotundatus*; P – *Lepidoderma mansfieldi*; Q – *Protolycosa anthracophila*; R – *Cornia papillana*; S – *Euphoberia armigera*; T – *Meganeura sp.*; U – *Eoblattina manebachensis*; V – *Stenodictya lobata*; W – *Urocordylus scalaris*; X – *Dolichosoma longissima*; Y – *Petrolacosaurus sp.*; Z – *Edaphosaurus sp.* (A, C-J, L,, M, N după E. Saulea, 1967; E, K, O, P-V, W-Z după N. Tătărâm, 1988; B după V. Dragoș, 1982; Y după Reisz, din R. Carroll, 1988).

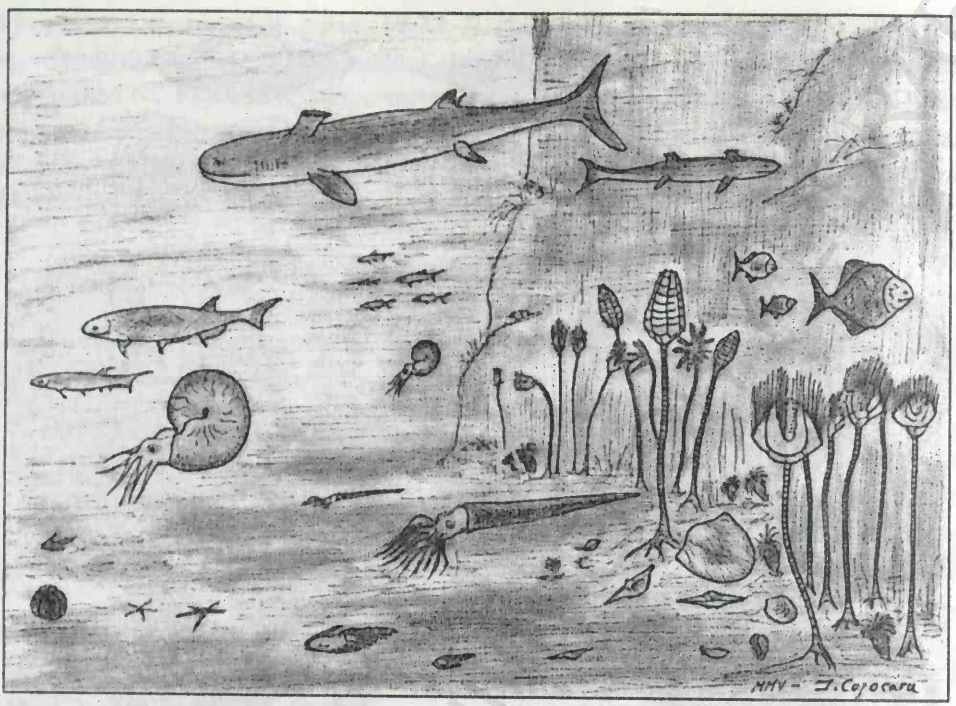


Fig. 75. Viața în Carbonifer. În domeniul marin, după dispariția placodermilor la sfârșitul Devonianului, peștii continuă diversificarea prin rechini și actinopterigieni. Rechinul *Stethacanthus* (sus), cu o proeminență spinoasă curioasă situată dorsal, în spatele capului. Acantodienii *Acanthodes* (stânga-margine), reprezentanții unui grup în declin. Peștii osoși Chondrostei cuprind, pe lângă formele nespecializate, cu corpul alungit, și forme recifale, cu corpul discoidal, puternic comprimat lateral (dreapta-margine). Dintre nevertebrate sunt de remarcat echinodermele crinoidee (*Cupressocrinites*, centru-dreapta), blastoidee (*Pentremites*, margine-dreapta), palaechinide și asteroidee (margine-stânga); diverse brachiopode articulate (*Spirifer*, *Gigantoproductus* – dreapta-jos); trilobiți, cafalopode bactritoidee (*Bactrites*, centru) și ammonoidee cu linie de sutură goniatitică (*Goniatites*, centru-stânga).

Echinodermele prezintă unele deosebiri în comparație cu perioadele anterioare. Au dispărut cistoideele iar edrioasteroideele au acum ultimii reprezentanți. Blastoideele sunt frecvente și apar în faciesuri calcaroase (*Pentremites* – Fig. 73-M, *Codaster* – Fig. 73-K etc.). Crinoideele sunt reprezentate mai ales prin Camerata (*Platycrinites* – Fig. 73-N, *Batocrinus* – Fig. 73-O, *Actinocrinites*). Crinoideele sunt mai numeroase în America de Nord unde apar în faciesuri de adâncimi mai mari. Echinoideele de tip vechi (Palaechinoida) ating acum apogeul (*Palaechinus* – Fig. 73-L, *Melonechinus*).

În Carboniferul inferior dispar ultimii graptoliți (toți dendroidei).

Vertebratele marine sunt reprezentate prin peşti elasmobranchii (*Cladoselache*); crosopterigienii sunt rari. Peştii marini cei mai frecvenţi sunt chondrosteii (Palaeonisciformes).

Microfosilele sunt reprezentate prin conodonte şi acritarche, care sunt numeroase.

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. Fauna continentală (Fig. 76) constă, în special, din moluşte, artropode şi vertebrate. Dintre moluşte se cunosc gastropode pulmonate şi primele tipuri de prosobranchiate adaptate la mediul de apă dulce (*Viviparus, Carbonispira*). Acestea din urmă se găsesc în asociaţie cu bivalve de apă dulce: Anthracosiidae (*Anthracosia, Carbonicola* – Fig. 74-L) şi Mytilidae (*Naiadites*).

Artropodele sunt numeroase. Din mediul de apă dulce se cunosc merostomate euripteride (*Lepidoderma* – Fig. 74-P) şi xifosure (*Euproops* – Fig. 74-O). Arachnidele se diversifică; apar scorpioni foarte asemănători celor actuali şi păianjeni (*Protolycosa* – Fig. 74-Q). Dintre crustacee, se cunosc diferite branchiopode (*Cornia* – Fig. 74-R, *Eustheria*). Miriapodele sunt numeroase şi ajung la dimensiuni mari, de 30-50 cm lungime (*Euphoberia* – Fig. 74-S, *Acantherpestes*). Insectele sunt reprezentate prin tipuri primitive, cu metamorfoză incompletă, cu segmentele toracice distincte: protodonate gigantice cu anvergura aripilor de 0,75 m (*Meganeura* – Fig. 74-T), paleodictioptere, cu expansiuni paranotale pe protorace (*Stenodictya* – Fig. 74-V), efemeroptere, megasecoptere, protortopteroide, blatopteroide (*Eoblattina* – Fig. 74-U), ortopteroide, hemipteroide etc. Din Carboniferul superior, insectele au câştigat deja capacitatea de a-şi plia aripile în lungul corpului.

Vertebratele sunt reprezentate prin peşti, amfibieni şi reptile. Dintre peştii cartilaginoşi sunt de remarcat protoselacienii Xenacanthodii (*Xenacanthus* = *Pleuracanthus*, America de Nord). Peştii osoşi sunt reprezentaţi în special prin chondrostei (Palaeonisciformes). Crosopterigienii şi dipnoii sunt rari în apele dulci.

Amfibienii. Stegocefalii (Labyrinthodontia) se diversifică. Lepospondilii sunt numeroşi. Unii dintre aceştia sunt legaţi de mediul acvatic, având membrele reduse (*Urocordylus* – Fig. 74-W) sau absente (*Dolichosoma* – Fig. 74-X), alţii de mediul uscat, având un aspect saurian (*Microbrachis*).

Reptilele apar la sfârşitul Carboniferului din labirinthodonţii anthracosauri. Primele reptile aparţin ordinului Captorhinida. Din aceste forme de anapside evoluează, pe parcursul Carboniferului superior, grupul Synapsida (Pelycosauria şi Therapsida) şi Diapsida (primul reprezentant cunoscut este *Petrolacosaurus* – Fig. 74-Y). Dintre aceste reptile primitive, cei mai numeroşi sunt pelycosaurii (Pelycosauria – *Edaphosaurus* – Fig. 74-Z, America de Nord).

Tot acum se înregistrează primele adaptări ale reptilelor la viața acvatică (*Mesosaurus*).

Reptilele reprezintă stadiul atins de evoluția regnului animal în Carbonifer.

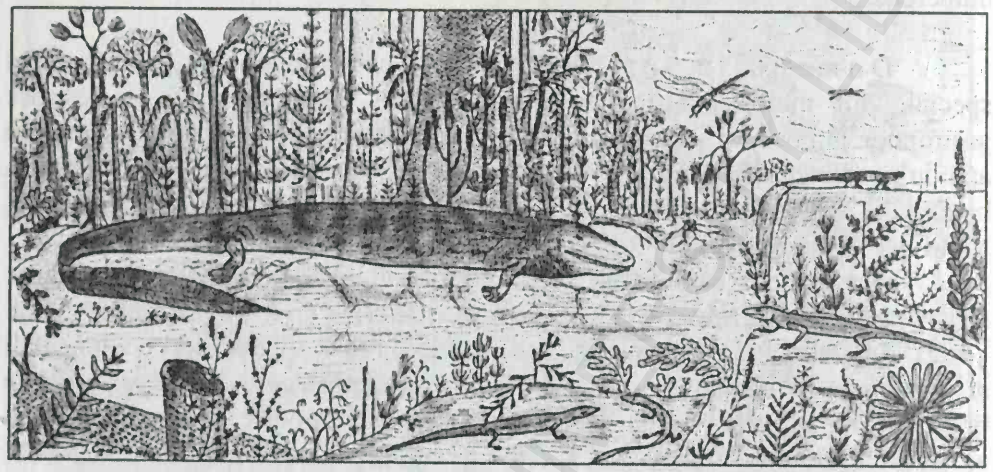


Fig. 76. Viața în Carbonifer. În Carbonifer, clima caldă și umedă a favorizat dezvoltarea unei vegetații arborescente cu pteridofite (lepidopside și arthropside) și gimnosperme primitive (plan îndepărtat). Lepidopsidele (*Sigillaria, Lepidodendron, Lepidophloios*) și arthropsidele arborescente (*Calamites*) sunt foarte numeroase. În plan apropiat – diferite arthropside ierboase. În centru, stegocefalul embolomer *Eogyrinus*, ce putea atinge 4 m lungime. Pe lângă stegocefali, o altă grupă de amfibieni au fost lepospondylii, reprezentați aici prin *Urocordylus* (jos-mijloc). Acum apar primele reptile, de tip *Hylonomus* (dreapta), care la începutul evoluției lor sunt de talie mică. În zbor, una dintre insectele gigantice ale Carboniferului – protodonatul *Meganeura* (cu anvergura aripilor de 70 cm).

Perioada PERMIANĂ
(-292 -250 m.a.)

Denumirea perioadei (R. Murchison, 1841) vine de la provincia Perm de pe versantul vestic al Munților Ural, unde depozite de această vechime ocupă întinderi mari.

Permianul este timpul trecut de la apariția amonoideului *Medlicottia* și până la dispariția brachiopodelor *Productus* și *Spirifer*. A durat aproximativ 42 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig.77). În Permian, cutările hercinice continuă să se formeze. Au loc erupții vulcanice puternice care au însoțit mișcările orogenice. Se cunosc și mișcări epirogenice. O mare regresiune marină imprimă depozitelor un caracter continental.

În Permian continuă asamblarea supercontinentului Pangaea. Acesta cuprindea o arie nordică, ce includea Laurasia, şi o arie sudică – Gondwana. Laurasia era formată din unirea blocurilor Euramerica, Siberia şi Kazakhstania, ca urmare a ridicării Uralului. Sudarea Laurasiei cu Gondwana s-a realizat prin orogenezele din Europa şi America de Nord. Singurele uscaturi cu poziţie încă izolată sau incertă erau China – Indochina şi Cimmeria (o dovadă este flora unică a Chinei din Permian). Pangaea cuprindea la est Marea Tethys, în rest era înconjurată de Oceanul Panthalassa.

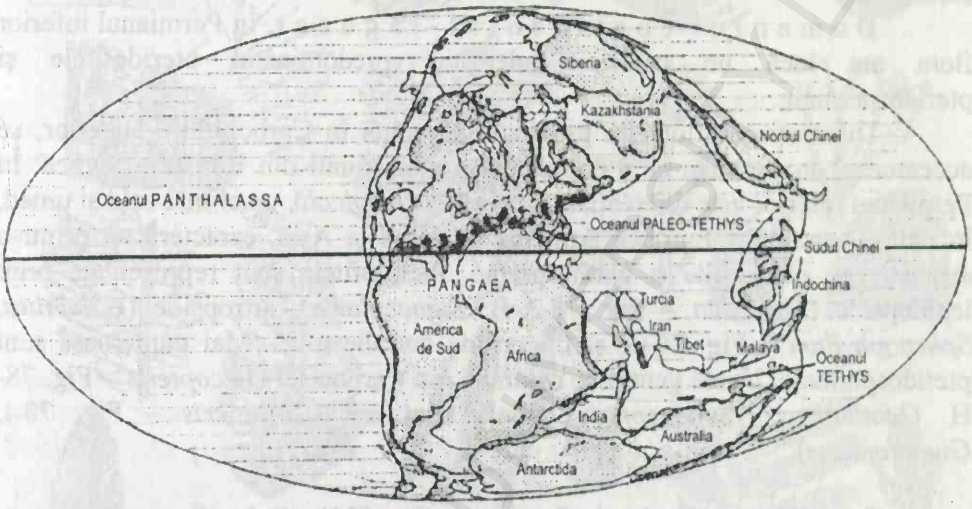


Fig. 77. Permian superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 255 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Clima. În Permianul inferior, în nordul Europei şi Asiei a fost un climat glaciar. O dată cu încheierea glaciaţiunii, către sfârşitul Permianului inferior, în Laurasia s-a instalat o climă caldă, uscată. Dovadă în acest sens sunt depozitele masive de evaporite: ghips, sare, depozite roşii, de unde şi numele de „Continentul Gresiei Roşii Noi" dat Laurasiei. În regiunile umede continuă formarea cărbunilor iar în bazinele marine se construiesc recife.

În Gondwana, în Permianul inferior, clima era predominant rece, fapt indicat de rocile postglaciare (tilite) şi flora fosilă. În Permianul superior, clima gondwaniană este înlocuită cu un climat temperat, umed favorabil dezvoltării vegetaţiei (dovadă – stratele de cărbuni), amfibienilor şi reptilelor.

Viaţa în Permian

Ultima perioadă a Erei Paleozoice marchează schimbări majore ale florei şi faunei. În domeniul marin, grupele de vieţuitoare care au format specificul vieţii în Paleozoic sunt într-un regres accentuat, în locul acestora apărând elemente noi (Fig. 81, Fig. 82), care se vor dezvolta tot mai mult în Era Mesozoică. Pe continente, înlocuirea climatului cald şi umed cu unul arid a dus

la dispariția treptată a florei de mlaștină carboniferă și înlocuirea ei cu gimnosperme. Era Paleozoică s-a încheiat cu cea mai mare extincție în masă din istoria Pământului.

Flora

Domeniul marin. Flora marină este reprezentată de alge calcaroase.

Domeniul continental-lagunar. În Permianul inferior flora are încă un caracter paleofitic, predominând pteridofitele și pteridospermele.

Diferențierea florei în provincii, începută în Carboniferul superior, se accentuează în Permian ca o consecință a glaciațiunii din Emisfera Sudică. În Permianul inferior este diferențiată o *provincie tropicală,* cu climat cald și umed, în partea centrală a Europei, America de Nord și Asia, caracterizată printr-o asociație de pteridofite și gimnosperme. Pteridofitele sunt reprezentate prin: lepidopside (*Sigillaria* – Fig. 78-A-B, *Signacularia*), artropside (*Calamites, Sphenophyllum* – Fig. 78-C) și filicopside de talie mică. Mai numeroase sunt pteridospermele. Unele genuri se continuă din Carbonifer (*Pecopteris* – Fig. 78-H, *Odontopteris, Sphenopteris*), altele sunt noi (*Callipteris* – Fig. 78-I, *Gigantopteris*).

Sub denumirea generică de *Taeniopteris* (Fig. 78-N) (Carbonifer superior-Cretacic inferior) (Fig. 78-N), literatura paleobotanică încadrează zeci de taxoni care aparțin unor grupe sistematice diferite: ferigi, pteridosperme, cicadofite.

În China este diferențiată *provincia Cathaysia*, de climă caldă, care cuprinde „flora cu *Gigantopteris*", un pteridosperm (Fig. 78-G).

În Emisfera Sudică, în condițiile unui climat rece început în Carbonifer, se individualizează *provincia Gondwana* caracterizată prin „flora cu *Glossopteris*" (*G. browniana* – Fig. 78-J). Această floră cuprinde pteridosperme de climă rece, unele fiind endemice și de talie mică, *Gangamopteris (G. cyclopteroides* – Fig. 78-K*),* precum și unele arthropside asemănătoare celor din nord (*Phyllotheca* – Fig. 78-D-E, *Schizoneura* – Fig. 78-F), la care se adaugă și unele coniferopside.

În Permianul superior, în Asia de Nord se diferențiază *provincia Angara*, de climă rece, ce cuprinde unele elemente ale florei gondwaniene alături de elementele euramericane. Aici, mai frecvente sunt unele genuri de articulate (*Phyllotheca, Schizoneura*) și pteridosperme (*Pursongia* – Fig. 78-M, *Neuropteridium* – Fig. 78-L, *Angaridium* etc.). Flora sudică de climă rece dispare, treptat, pe parcursul Permianului superior.

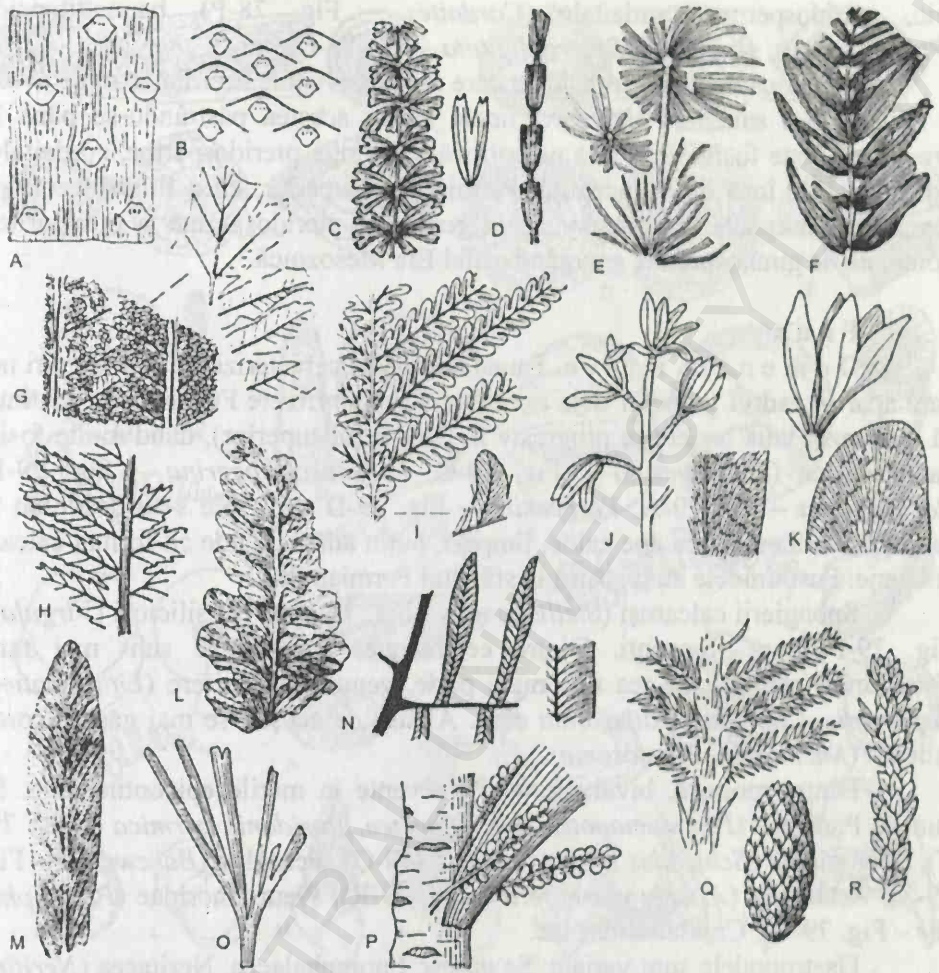


Fig. 78. Permian. A – *Sigillaria denudata*; B – *S. brardi*; C – *Sphenophyllum oblongifollium*; D – *Phyllotheca scyphulifera*; E – *Ph. schtschurowskii*; F – *Schizoneura gondwanensis*; G – *Gigantopteris nicotianaefolia*; H – *Pecopteris feminaeformis*; I – *Callipteris conferta*; J – *Glossopteris browniana*; K – *Gangamopteris cyclopteroides*; L – *Neopteridium validium*; M – *Pursongia amalitykii*; N – *Taeniopteris jejunata*; O – *Baiera digitata*; P – *Cordaites sp.*; Q – *Lebachia (=Walchia) piniformis*; R – *Ullmania bronni* (A, D, F, G, L, M după N. Tătărâm, 1988; B, C, E, H-K, N, O-R după E. Saulea, 1967).

Pe parcursul Permianului superior se constată o scădere accentuată a numărului de reprezentanți ai pteridofitelor și pteridospermelor; în schimb se dezvoltă mult gimnospermele coniferopside (*Ullmania bronni* – Fig. 78-R, *Lebachia (=Walchia* – Fig. 78-Q*) piniformis*, *Voltzia*). Se adaugă, în număr mai

mic, pteridosperme, cordaitale (*Cordaites* – Fig. 78-P), bennettitopside (*Pterophyllum*), ginkgoale (*Baiera digitata* – Fig. 78-O).

Lepidopsidele şi artropsidele care au supravieţuit Erei Paleozoice aveau o talie redusă sau erau târâtoare, unele dintre acestea păstrându-se până în prezent ca nişte fosile vii. Flora paleofitică (cu ferigi, pteridosperme, cordaitale) este înlocuită, încă de la începutul Permianului superior, cu o floră mezofitică (conifere, ginkgoale, cycadophyte, noi genuri de pteridosperme şi pteridofite), dominată de gimnosperme, anunţând astfel Era Mesozoică.

Fauna

Domeniul marin. Fauna marină se caracterizează prin genuri noi care apar în cadrul grupelor deja existente. Foraminiferele Fusulinacea continuă să evolueze (talia lor creşte progresiv în Permianul superior), dând multe fosile caracteristice (*Schwagerina* – Fig. 79-C, *Pseudoschwagerina* – Fig. 79-B, *Parafusulina* – Fig. 79-A, *Verbeekina* – Fig. 79-D etc.). Ele s-au dezvoltat în mări epicontinentale cu ape calde, limpezi, puţin adânci, unde au format calcare zoogene. Fusulinidele au dispărut la sfârşitul Permianului.

Spongierii calcaroşi (*Stellispongia* – Fig. 79-E) şi cei silicioşi (*Virgula* – Fig. 79-F) sunt frecvenţi. Dintre celenterate, antozoarele sunt mai rare. Tetracoralii cuprind, în cea mai mare parte, genuri carbonifere (*Lithostrotion, Zaphrentis, Caninia, Cyathaxonia* etc.). Alături de aceştia se mai găsesc corali tabulaţi (*Michelinia, Permosoma*).

Dintre moluşte, bivalvele sunt frecvente în mările epicontinentale. Se cunosc Pteriidae (*Pseudomonotis, Aviculopecten, Posidonia permica* – Fig. 79-T), Trigoniidae (*Schizodus obscurus* – Fig. 79-Q), Pernidae (*Bakewellia* – Fig. 79-S), Astartidae (*Astarte gemmifera* – Fig. 79-R), Pleurophoridae (*Pleurophorus* – Fig. 79-O), Crassatellidae etc.

Gastropodele sunt variate. Se găsesc Euomphalacea, Neritacea (*Neritina khurensis* – Fig. 79-L), Bellerophontacea, Pleurotomariacea (*Sissena apsara* – Fig. 79-N), Loxonematacea (*Cylindritopsis pupoides* – Fig. 79-K, *Pseudomelania (Hudlestoniella) gubleri* – Fig. 79-M) etc.

Cefalopodele nautiloidee sunt în regres continuu. În schimb, în cadrul ammonoideelor apar tipuri noi. Goniatiţii sunt tot mai rari (*Agathiceras*), fiind înlocuiţi de ceratiţi (*Medlicottia orbignyana* – Fig. 79-G, *Popanoceras multistriatum* – Fig. 79-H, *Waagenoceras stachei* – Fig. 79-J, *Cyclolobus stachei* – Fig. 79-I), majoritatea cu cochilia netedă (caracter de primitivitate). Coleoideele, apărute în Carboniferul inferior, sunt mai frecvente în Permian (*Permoteuthis, Dictyoconites*).

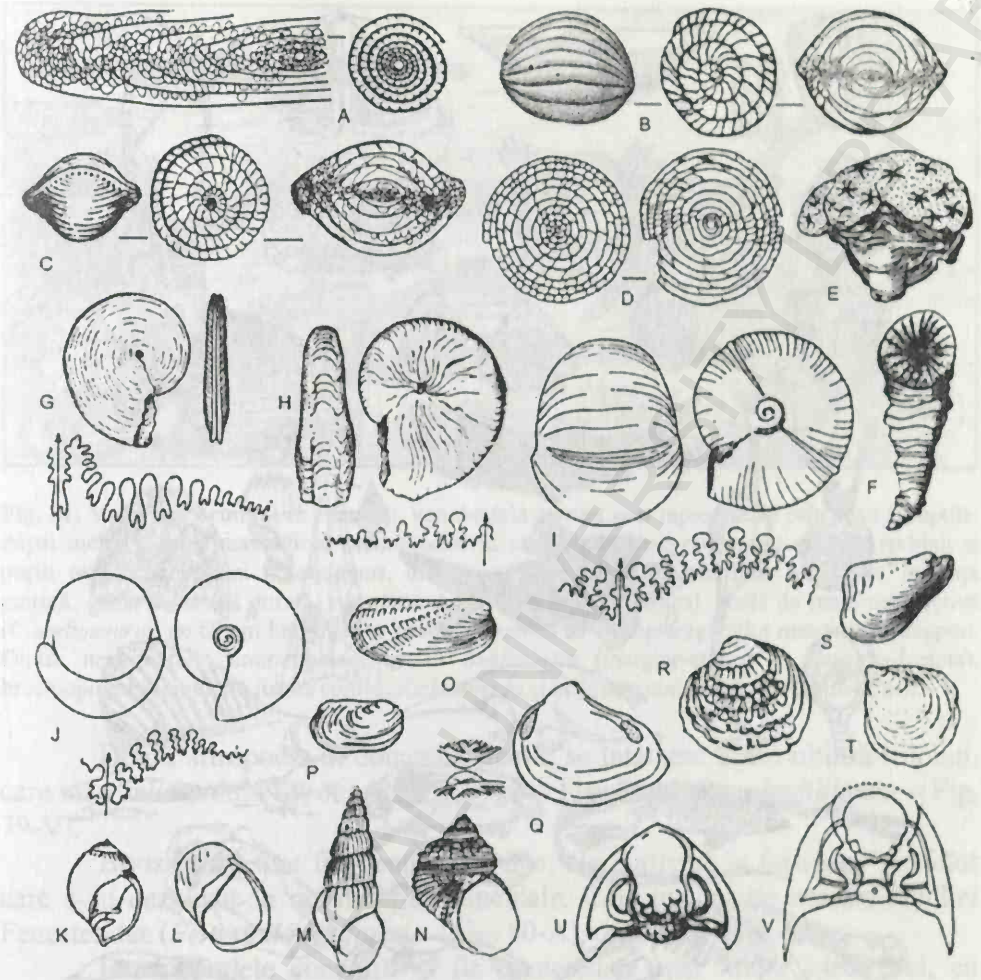


Fig. 79. Permian. A – *Parafusulina nosonensis*; B – *Pseudoschwagerina moelleri*; C – *Schwagerina (Paraschwagerina) yabei*; D – *Verbeekina heimi*; E – *Stellispongia lobata*; F – *Virgula sp.*; G – *Medlicottia orbignyana*; H – *Popanoceras multistriatum*; I – *Cyclolobus stachei*; J – *Waagenoceras sp.*; K – *Cylindritopsis pupoides*; L – *Neritina khurensis*; M – *Pseudomelania (Hudlestoniella) gubleri*; N – *Sisenna apsara*; O – *Pleurophorus costatus*; P – *Anthracosia carbonaria*; Q – *Schizodus obscurus*; R – *Astarte gemmifera*; S – *Bakewellia antiqua*; T – *Posidonia permica*; U – *Anisopyge annulata*; V – *Pseudophillipsia sumatrensis* (A, C, D, G-J, O-Q, S după E. Saulea, 1967; B după V. Bodîlevski, 1951; E, F, K-N, R, T-V după N. Tătărâm, 1988).

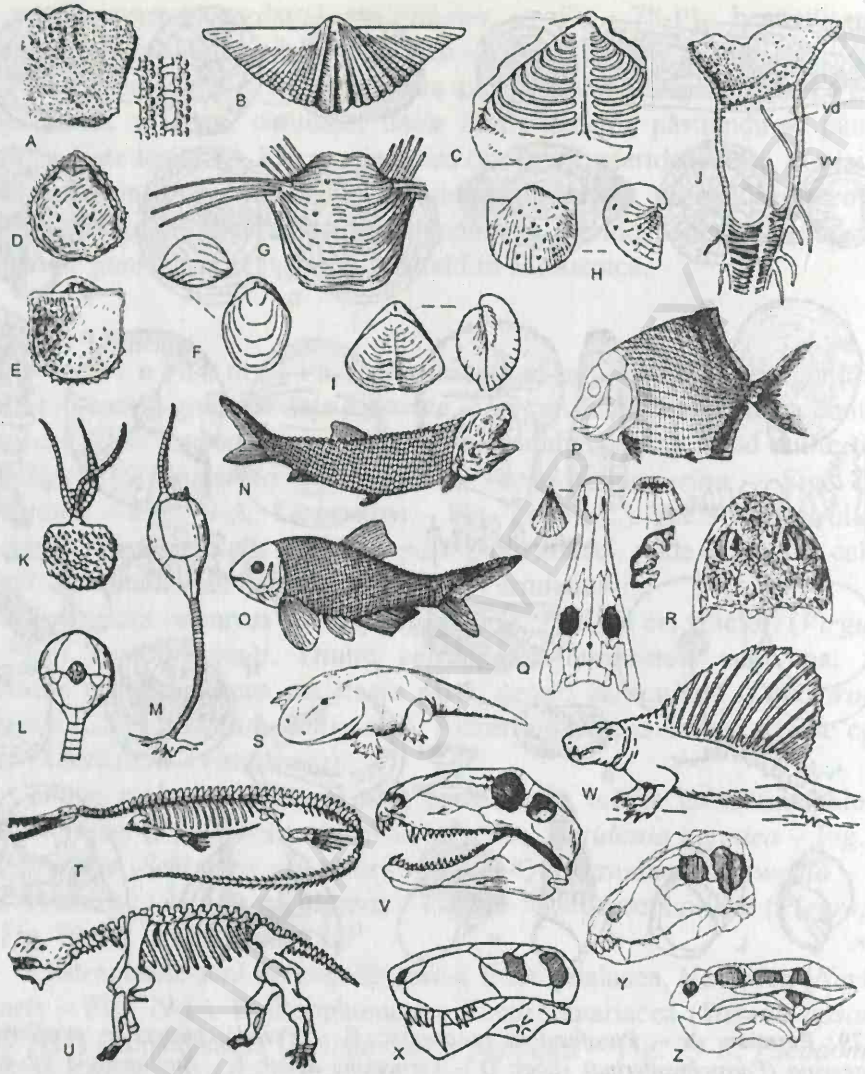


Fig. 80. Permian. A – *Fenestella retiformis*; B – *Spirifer alatus*; C – *Lyttonia (Leptodus) nobilis*; D – *Strophalosia goldfussi*; E – *S. horrescens*; F – *Terebratula (Dielasma) elongata*; G – *Productus (Horridonia) horridus*; H – *Productus (Cancrinella) cancrini*; I – *Athyris janiceps*; J – *Richthofenia communis* (vd – valva dorsală; vv – valva ventrală); K – *Timorocrinus spaeracantha*; L – *Embryocrinus hanieli*; M – *Monobrachiocrinus sp.*; N – *Palaeoniscus freislebeni*; O – *Amblypterus macropterus*; P – *Platysomus gibbosus*; Q – *Archegosaurus decheni*; R – *Kotlassia prima*; S – *Eryops sp.*; T – *Mesosaurus sp.*; U – *Scutosaurus karpinski*; V – *Sphenacodon ferox*; W – *Dimetrodon sp.*; X – *Inostrancevia alexandri*; Y – *Titanophoneus sp.*; Z – *Dicynodon sp.* (A-J, N, O, U, X după E. Saulea, 1967; K-M, P-T, V, Y, Z după N. Tătărâm, 1988).

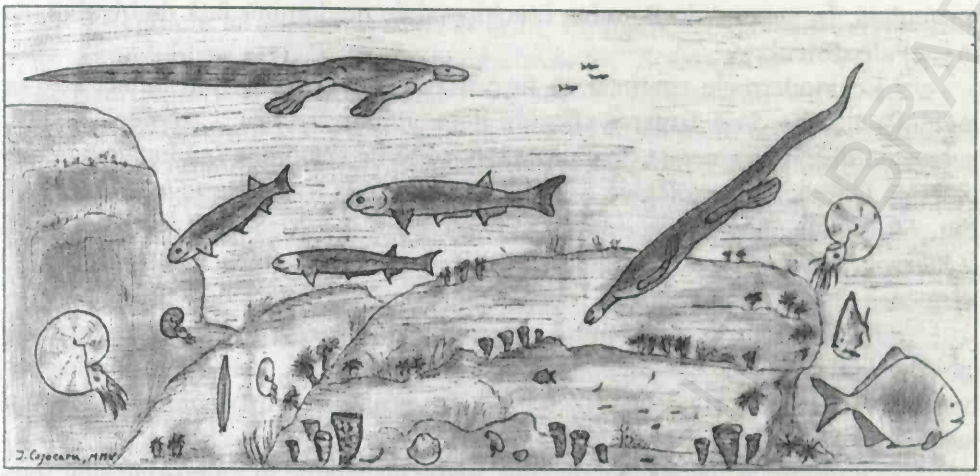


Fig. 81. Viaţa în Permian. În Permian, vertebratele marine sunt reprezentate prin peşti şi reptile. Peştii includ ultimii acantodieni (*Acanthodes,* în centru) şi grupe progresive precum rechinii şi peştii osoşi chondrostei (*Platysomus*, dreapta-jos). Reptilele iniţiază linii adaptative la viaţa marină, unele de scurtă durată, eosuchianul *Hovasaurus* (stânga-sus), altele de mare perspectivă (*Claudiosaurus*, de 60 cm lungime, un posibil precursor al sauropterygienilor mesozoici (dreapta). Dintre nevertebrate: ammonoideul ceratit *Medlicottia* (margine-stânga şi margine-dreapta), brachiopodul aberant, de formă conică, *Richthofenia* şi brachiopodul *Productus* (prim-plan).

Dintre artropode, în domeniul marin, se întâlnesc acum ultimii trilobiţi, care au o talie redusă (*Proetus*, *Anisopyge* – Fig. 79-U, *Pseudophillipsia* – Fig. 79-V).

Briozoarele sunt frecvente şi variate; ele participă la formarea recifelor care s-au dezvoltat în mările epicontinentale. Cele mai multe aparţin familiei Fenestelidae (*Fenestella retiformis* – Fig. 80-A), dintre cryptostomate.

Brachiopodele continuă să fie numeroase; apar multe specii noi, cu importanţă stratigrafică. Predominante sunt aceleaşi familii din Carbonifer dar apar specii noi: Productidae (*Productus (Cancrinella) cancrini* – Fig. 80-H, *P. (Horridonia) horridus*) – Fig. 80-G, Spiriferidae (*Spirifer alatus* – Fig. 80-B, *S. (Cyrtospirifer) rugulatus, Punctospirifer pulcher, Spiriferella keilhavii, Martinia greenlandica*), Strophomenidae (*Strophalosia horrescens* – Fig. 80-E, *S. goldfussi* – Fig. 80-D), Athyridae (*Athyris janiceps* – Fig. 80-I) şi Terebratulidae (*Dielasma elongata* – Fig. 80-F).

În mediul recifal din regiunea Paleo-Tethys apar o serie de brachiopode din ordinul Strophomenida, cu cochilia prezentând diferite grade de deformare (*Lyttonia* (=*Leptodus*) – Fig. 80-C, *Richthofenia*). Dintre acestea, reprezentativ este genul *Richthofenia (R. communis* – Fig. 80-J*)*, care are o cochilie groasă, spongioasă, cu valva ventrală în formă de cornet şi valva dorsală plată,

operculară. În general, în Permian brachiopodele predomină față de bivalve, ca în tot Paleozoicul.

Echinodermele continuă să fie variate. Blastoideele sunt numeroase în regiunile asiatice, însă dispar la sfârșitul Permianului superior. Crinoideele de tip paleozoic dispar (Camerata, Inadunata). O serie de crinoidee Inadunata asiatice prezintă fenomene teratologice, caliciul având numai trei brațe (*Timorocrinus* – Fig. 80-K), un singur braț (*Monobrachiocrinus* – Fig. 80-M) sau nici unul (*Embryocrinus* – Fig. 80-L). Echinoideele de tip paleozoic (Palechinidae) de asemenea dispar, fiind înlocuite cu Cidaroidae-le de tip mesozoic.

Peștii marini sunt mai puțin reprezentați în faciesurile marine comparativ cu cele lagunare sau continentale. Ei sunt reprezentați, mai ales, de elasmobranchii (*Helicoprion*) și chondrostei. Ultimii acanthodieni (*Acanthodes*) dispar la sfârșitul perioadei.

Dintre microfosile, conodontele, foarte răspândite în Paleozoic, sunt într-un regres evident.

În fauna marină a Permianului, rol stratigrafic au ammonoideele, fusulinaceele, unele brachiopode și microfosile.

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l – l a g u n a r. Fauna continental-lagunară cuprinde aceleași grupe din Carbonifer; reptilele sunt însă mai variate și numeroase.

Bivalvele sunt reprezentate prin specii noi de *Anthracosia (A. carbonaria* – Anthracosiidae, Fig. 79-P*)*.

Artropodele sunt reprezentate prin branchiopode, ostracode, malacostrecee, arachnide, miriapode și insecte. În cadrul insectelor, pe lângă grupele carbonifere mai apar mecopteroide, psocopteroide etc. Paleodictiopterele și ultimii reprezentanți ai merostomatelor euripteride dispar la sfârșitul perioadei.

Vertebratele sunt reprezentate de pești, amfibieni și reptile. Dintre pești, mai importanți sunt actinopterigienii chondrostei (*Palaeoniscus* – Fig. 80-N, *Platysomus* – Fig. 80-P, *Amblypterus* – Fig. 80-O) și proselacienii (*Xenacanthus*).

Amfibienii stegocefali sunt numeroși la începutul perioadei, dar spre sfârșitul acesteia devin mai rari, ca urmare a restrângerii lacurilor și mlaștinilor. Majoritatea au talii mari. Mai frecvenți sunt temnospondilii rachitomi (*Archegosaurus* – Fig. 80-Q, *Cacops, Eryops* – Fig. 80-S). Antracosaurii seymouriamorfi, care prezintă asemănări cu primele reptile captorhinide, sunt cunoscuți din Permianul inferior al Texasului (*Seymouria*) și Permianul superior al bazinelor Dvina și Volga (*Kotlassia* – Fig. 80-R). La începutul Permianului, în Emisfera Nordică, amfibienii lepospondili sunt destul de numeroși (*Diplocaulus, Sauropleura*).

Reptilele au progresat mult în ariile continentale. Ele sunt reprezentate prin captorhinide (*Pareiasaurus, Labidosaurus, Scutosaurus* – Fig. 80-U), pelicosauri carnivori (*Sphenacodon* – Fig. 80-V, *Dimetrodon* – Fig. 80-W) şi erbivori (*Edaphosaurus*). Theriodontele se diversifică mult, atingând talii mari, de peste 3 m lungime, şi fiind răspândite mai ales pe continentul Gondwana; aici ele sunt reprezentate prin forme carnivore (*Cynognathus*) şi erbivore (*Moschops*). În Emisfera Nordică theriodontele sunt reprezentate prin forme carnivore (*Inostrancevia* – Fig. 80-X, *Titanophoneus* – Fig. 80-Y) sau erbivore (*Dicynodon* – Fig. 80-Z). Unele reptile prezintă un început de adaptare la viaţa acvatică (*Mesosaurus* – Fig. 80-T, cunoscut încă din Carboniferul superior).

Diapsidele se diferenţiază, conturându-se cele două mari grupări ale lor Archosauromorpha şi Lepidosauromorpha.

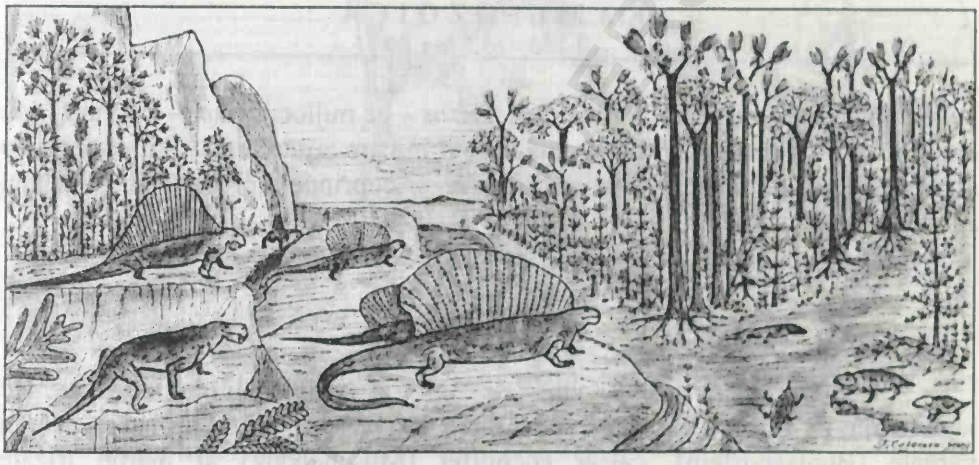


Fig. 82. Viaţa în Permian. La sfârşitul Paleozoicului, reptilele cunosc o mare diversificare. Foarte numeroase sunt reptilele synapside, reprezentate de pelycosauri şi therapside – strămoşii mamiferelor. Pelycosauri: *Edaphosaurus* (în centru), erbivor de 3,5 m lungime, şi *Dimetrodon* (stânga-sus), carnivor; în stânga-jos un gorgonopsid, therapsid ce se apropie de constituţia mamiferelor. În dreapta-jos stegocefali (*Cacops*, un rachitom), populând zonele mlăştinoase. Vegetaţia este reprezentată prin pteridofite arborescente (*Sigillaria, Lepidodendron, Calamites*, în dreapta) şi gimnosperme (*Cordaites*, pteridosperme, în stânga).

Privind fauna în ansamblul ei se constată că unele grupe au aceeaşi dezvoltare ca în Carbonifer (fusulinacee, brachiopode, ammnoidee, blastoidee, crinoidee). Alte grupe însă cunosc o dezvoltare mai mare în Permian comparativ cu perioadele anterioare (spongieri calcaroşi, briozoare, bivalve, gastropode, peşti, amfibieni, reptile).

Permianul se încheie cu o mare extincţie în masă. Dispare majoritatea familiilor, ordinelor sau claselor care au format specificul vieţii paleozoice:

fusulinaceele, tetracoralii, cea mai mare parte a tabulaților, fenestelidele, spiriferidele, productidele, brachiopodele aberante, goniatiții, gigantostraceii, insectele (8 ordine între care Palaeodictyoptera), blastoideele, palechinidele, peștii acantodieni, proselacienii, numeroși amfibieni (70% din familii) numeroase reptile (80% dintre familii, printre care mesosaurienii și numeroase therapside). Dacă la acestea se adaugă și grupele care au dispărut pe parcursul Paleozoicului – arheociatidele, heliolitidele, climeniidele, cistoideele, edrioasteroidele, graptoliții, ostracodermii, peștii placodermi, inclusiv flora de tip paleofitic (psilopside, numeroase ferigi arborescente lepidopside, arthropside și filicopside) – se obține tabloul aproape complet al vieții în Era Paleozoică, tablou ce diferă mult de cel al erelor care urmează.

Era MESOZOICĂ
(-250 – 65,5 m.a.)

Numită și era vieții mijlocii (gr. *mesos* – de mijloc; *zoikos* – de viață) sau era secundară, Mesozoicul reprezintă timpul în care au dominat gimnospermele și reptilele. A durat aproximativ 180 m.a. și cuprinde trei perioade: Triasic, Jurasic și Cretacic.

Perioada TRIASICĂ
(-250 – 205 m.a.)

Denumirea perioadei vine de la trei unități litologice distincte identificate de Friedrich August von Alberti în 1834 în vestul Germaniei: gresii vărgate (Buntsandstein), calcar cochilifer (Muschelkalk) și marne irizate (Keuper).

Triasicul este timpul care a trecut de la dispariția brachiopodelor *Productus, Spirifer* și a amonoideului *Medlicottia,* și a durat până la dispariția ultimilor ceratiți și apariția amonoideului *Psiloceras planorbis*. Durata absolută este de 45 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 83). Triasicul nu prezintă evenimente tectonice deosebite. La începutul Triasicului supercontinentul Pangaea era deja asamblat. Coliziunea continentală care a condus la formarea supercontinentului Pangaea a început în Devonian și a continuat până în Triasicul superior.

În est, continentul Cimmeria continuă deplasarea spre nord (a ajuns la Ecuator), separând Marea Tethys în două bazine: Paleotethys, la nord, și Neotethys, la sud (deschis încă din Permian prin desprinderea Cimmeriei de uscatul gondwanian). Supercontinentul Gondwana își începe dezmembrarea și inițierea ultimului ciclu de derivă a continentelor. În Triasicul superior a avut loc o puternică transgresiune marină în sudul Platformei Ruse.

Clima Triasicului a fost caldă şi uscată, deşertică în Emisfera Nordică (ca în Permianul superior). Dovadă sunt depozitele de evaporite, gresiile şi argilele roşii din domeniul continental. În unele regiuni clima caldă şi umedă a favorizat dezvoltarea vegetaţiei care a stat la baza formării unor depozite de cărbuni. În Gondwana clima era mai rece şi umedă (cărbuni). Între ariile continentale nordice şi cele sudice era o zonă de climă caldă tropicală, dovadă fiind depozitele calcaroase cu alge verzi şi corali din domeniul marin mesogean.

Triasicul, prin ansamblul fenomenelor sale geologice, reprezintă o perioadă de trecere între erele Paleozoic şi Mesozoic.

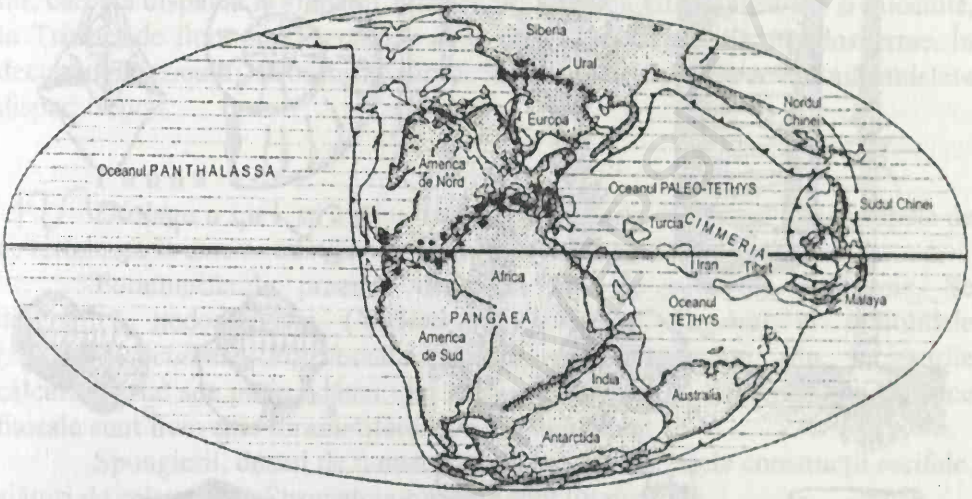


Fig. 83. Triasic inferior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 237 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viaţa în Triasic

În Triasic persistă unele grupe de vieţuitoare paleozoice, alături de elemente mai noi ce se vor dezvolta pe parcursul Mesozoicului (Fig. 88, Fig. 90).

Flora

Domeniul marin. Flora marină este dominată de alge verzi calcaroase din Familia Dasycladaceae (*Diplopora* – Fig. 86-M, *Oligoporella, Macroporella, Gyroporella* – Fig. 87-A etc.), care erau foarte răspândite în Marea Tethys.

Domeniul continental. Pe continente flora a fost influenţată de clima aridă continuată din Permian. Pteridofitele arborescente, specifice Paleozoicului, aproape că au dispărut în Triasic. Lepidopsidele sunt reprezentate prin forme mai scunde decât cele paleozoice, mai bine adaptate la caracterul

uscat al climei. Un exemplu este *Pleuromeia* (Fig. 84-A), din Eurasia, plantă de numai 1-2 m înălțime. Apar genuri noi de arthropside (*Equisetites* – Fig. 87-B) și filicopside (*Cladophlebis* – Fig. 87-D). Din Paleozoic se continuă unele arthropside (*Phylloteca, Schizoneura*).

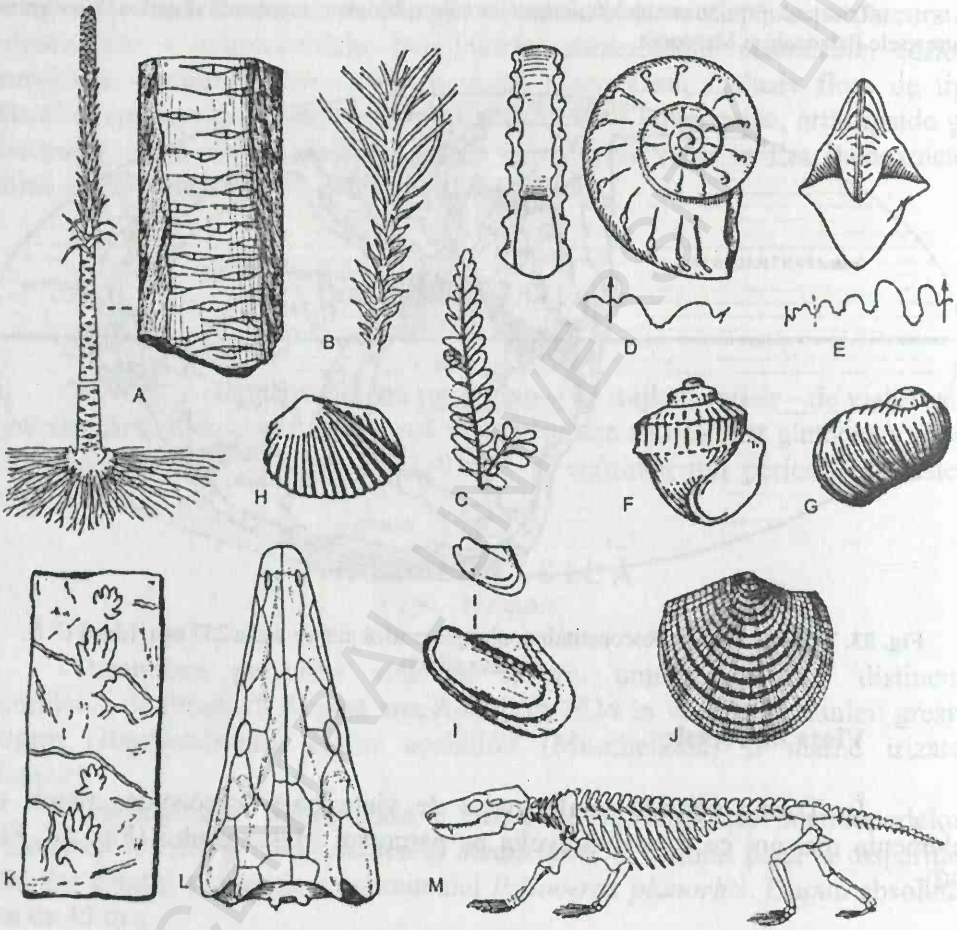


Fig. 84. Triasic inferior. A – *Pleuromeia sternbergi*; B – *Voltzia heterophylla*; C – *Dicroidium odontopteroides*; D – *Tirolites cassianus*; E – *Otoceras woodwardi*; F – *Turbo rectecostatus*; G – *Neritopsis costata*; H – *Myophoria (Costatoria) costata*; I – *Gervilleia murchisoni*; J – *Claraia clarai*; K – *Cheirotherium sp.*; L – *Trematosaurus brauni*; M – *Thrinaxodon sp.* (A după I. Petrescu și O. Dragastan, 1981 și N. Tătărâm, 1984; C după I. Petrescu și O. Dragastan, 1981; I, J, L după N. Tătărâm, 1984; B, D-H, K după E. Saulea, 1967; M după F. Pough și colab., 1996).

Gimnospermele sunt numeroase și larg răspândite. Dintre pteridosperme, care sunt în regres, apare un gen nou – *Thinnfeldia* (Fig. 87-C) cu mare

răspândire în Emisfera Sudică. Coniferele de tip *Voltzia* (Fig. 84-B) sunt foarte numeroase în Triasicul inferior, în timp ce ginkgoalele (*Ginkgoites, Baiera*) sunt mai numeroase decât în Permian. În Triasicul superior, larg răspândite în Asia şi Laurasia sunt cycadalele (*Zamioidea, Moltenia*), nilssonialele (*Nilssonia*) şi bennettitalele (*Pterophyllum* – Fig. 87-E, *Anomozamites*).

Pe continentul Gondwana (America de Sud, Africa, Madagascar, Australia, Antarctida) persistă încă flora cu *Glossopteris*, gen din ce în ce mai rar, care va dispărea la sfârşitul Triasicului. Flora cu *Glossopteris* va fi înlocuită, în Triasic, de flora cu *Dicroidium* (Fig. 84-C), un alt gen de pteridosperme. În decursul Triasicului, deosebirile dintre flora continentală din cele două emisfere dispar, treptat.

F a u n a

D o m e n i u l m a r i n. În domeniul marin se cunosc toate grupele de nevertebrate la care se adaugă vertebratele – peşti, amfibieni şi reptile.

Foraminiferele prezintă deosebiri faţă de cele din Paleozoic. Se diversifică nodosariidele (*Nodosaria, Dentalina, Lagena*) şi miliolidele (*Pyrgo=Biloculina, Piloculina*), care sunt cunoscute din faciesurile calcaroase, de ape puţin adânci, din regiunea mesogeană. În depozitele detritice litorale sunt frecvente foraminiferele cu test aglutinant.

Spongierii, destul de numeroşi, au participat la unele construcţii recifale, alături de celenterate. Stromatoporoideele sunt tot mai rare.

Dintre celenterate, tetracoralii sunt foarte rari şi dispar spre sfârşitul perioadei. În Triasicul mediu apar hexacoralierii, cu tipuri coloniale (*Actinastrea, Thamnasteria rectilamellosa* – Fig. 87-G) şi solitare (*Montlivaltia norica* – Fig. 87-F).

Moluştele sunt în continuă dezvoltare evolutivă. Bivalvele sunt foarte variate şi numeroase, majoritatea fiind anisomiare. Din faciesurile litorale ale Triasicului alpin se cunosc Pteriidae (*Cassianella* – Fig. 85-T, *Pteria, Rhaetavicula* – Fig. 89-E), Ostreidae (*Enantiostreon, Ostrea* – Fig. 89-I), Pectinidae (*Entolium* – Fig. 85-Q, *Pleuronectites, Chlamys*), Trigoniidae (*Myophoria (=Costatoria)* – Fig. 84-H, Fig. 89-H, Fig. 85-M-P, Fig. 89-F,G; *Trigonia*), Carditidae (*Cardita* – Fig. 85-S), Cardiniidae (*Trigonodus* – Fig. 85-R, *Pachycardia* – Fig. 89-J) etc. În faciesurile calcaroase sunt frecvente Monotidae (*Monotis* – Fig. 89-C, *Daonella* – Fig. 85-L, *Halobia, Claraia* – Fig. 84-J, *Entomonotis* – Fig. 89-B), cu cochilii subţiri, iar în zonele recifale Megalodontidae (*Megalodon* – Fig. 89-D, *Diceratocardium*), cu cochilii groase.

Abundenţa masivă a cochiliilor în Triasicul germanic a determinat denumirea de Muschelkalk dată Triasicului mediu (germ. *Muschel* – scoică, cochilie; *Kalk* - calcar). Din acestă epocă se cunosc Pernidae (*Gervilleia* – Fig.

84-I, Fig. 85-V), Limidae (*Lima* – Fig. 85-U), Trigoniidae (*Trigonia*), Tellinidae (*Tellina*), Pleuromyidae (*Pleuromya*), Panopeidae (*Homomya*) etc.

Gastropodele sunt mai variate decât în Paleozoic şi reprezentate prin diverse familii, dar nu prezintă importanţă stratigrafică: Euomphalacea (*Euomphalus*), Neritacea (*Neritopsis* – Fig. 84-G, *Naticopsis* – Fig. 86-B), Pleurotomariacea (*Worthenia* – Fig. 89-A), Loxonematacea (*Loxonema, Undularia* – Fig. 86-A, *Omphaloptychia*), tipuri noi de Turbinidae (*Turbo rectecostatus* – Fig. 84-F) Fissurellidae (*Emarginula*), Cerithidae (*Procerithium*) etc. În general, începând din această perioadă devin mai numeroase gastropodele sifonostome. Dintre gastropodele paleozoice familiile Bellerophontidae (*Bellerophon*) şi Murchisoniidae (*Murchisonia* – Fig. 86-C) au ultimii reprezentanţi.

Cefalopodele nautiloidee sunt reduse numeric. În faciesurile alpine se mai întâlneşte un gen vechi (din Ordovician) cu cochilie ortoconă – *Michelinoceras* (Fig. 85-I), care va dispărea la sfârşitul Triasicului. Din forme de tip *Cenoceras*, un alt relict paleozoic, se va desprinde în Jurasic Nautilida, cu cochilii sferocone (*Germanonautilus* – Fig. 85-J).

Amonoideele cunosc o mare dezvoltare. Se cunosc peste 3000 de specii care, în majoritate, aparţin diverselor familii din ordinul Ceratitida (*Tirolites* – Fig. 84-D, *Ceratites* – Fig. 85-C, D, F, *Discoceratites* – Fig. 85-E, *Trachyceras* – Fig. 85-B, *Arcestes* – Fig. 87-L, *Joannites* – Fig. 87-M, *Romanites* – Fig. 87-N, *Cladiscites* – Fig. 87-O, *Pinacoceras* – Fig. 87-H, *Otoceras* – Fig. 84-E, *Choristoceras* – Fig. 87-J, *Beneckeia* – Fig. 85-H, *Tropites* – Fig. 87-K, *Ptychites* – Fig. 85-A); ele vor dispărea la sfârşitul perioadei. Unii ceratiţi din Triasic prezintă linii de sutură aberante, de tip goniatitic (*Beneckeia*). La aceste genuri se mai adaugă unele forme, mai primitive, din ordinul Prolecanitida (*Sageceras* – Fig. 87-I). Acum apar şi reprezentanţii ordinului Phylloceratida (*Monophyllites* – Fig. 85-G), care în Jurasic vor cunoaşte o mare dezvoltare.

Dintre Coleoidea se cunosc forme primitive cu fragmocon foarte dezvoltat comparativ cu rostrumul (*Aulacoceras* – Fig. 87-P, *Atractites* – Fig. 85-K) sau forme mai deosebite, cu proostracumul mare, în formă de evantai, mai lung decât fragmoconul (*Phragmoteuthis*).

Artropodele sunt mai slab reprezentate comparativ cu cele din Paleozoic şi fără importanţă stratigrafică. Se cunosc crustacee branchiopode şi ostracode (*Cypridina, Bairdia*). Apar malacostraceele decapode (*Aeger, Pemphix*) şi izopode. Merostomatele sunt reprezentate numai prin xifosure Limulaceae (*Limulitella*).

Briozoarele sunt foarte rare. Brachiopodele sunt în regres, în comparaţie cu cele din Era Paleozoică. O dezvoltare considerabilă prezintă acum cele articulate din familiile Terebratulidae (*Terebratula* – Fig. 89-L, *Coenothyris* –

Fig. 86-E) şi Rhynchonellidae (*Rhynchonella* – Fig. 86-G, *Halorella* – Fig. 89-M), frecvente în domeniul mesogean. Pe lângă acestea se mai găsesc şi unele genuri asemănătoare cu unele tipuri paleozoice: Spiriferidae (*Mentzelia* – Fig. 86-D, *Spiriferina* etc.) şi Rostrospiracea (*Tetractinella* – Fig. 86-F, *Koninckina*).

Echinodermele sunt reprezentate mai ales prin crinoidee şi echinoidee. În cadrul crinoideelor se cunosc ultimii reprezentanţi ai Subclasei Inadunata. Apar, în schimb, crinoideele articulate (Articulata – *Encrinus* – Fig. 86-H, *Pentacrinus, Isocrinus, Dadocrinus* – Fig. 86-I), cu reprezentanţi şi în fauna actuală. Echinoideele sunt reprezentate prin ordinul Cidaroida (Subclasa Perischoechinoidea), cu genuri mai vechi, paleozoice (*Miocidaris*), alături de genuri noi (*Triadocidaris, Tiarechinus, Hemicidaris*). Din Triasic încep să se dezvolte euchinoideele (subclasa Euechinoidea). Se mai găsesc asteroidee şi ofiuroidee; nu se mai semnalează însă nici un reprezentant al cystoideelor, blastoideelor sau palechinidelor.

În Triasic se cunosc ultimele conulate (Conulata – Scyphozoa) şi ultimele conodonte (Vertebrata – Agnatha).

Vertebratele marine sunt reprezentate prin peşti, reptile şi amfibienii trematosauri. Dintre peşti, mai frecvenţi sunt actinopterigienii chondrostei (*Saurichthys* – Fig. 89-O) şi holostei (*Lepidotus*, *Semionotus* – Fig. 89-P). Unii dintre aceştia au craniul şi vertebrele bine osificate (*Pholidophorus*), caractere care îi apropie de teleostei, peşti care apar spre sfârşitul perioadei. Mai rari sunt elasmobranchii, cunoscuţi după dinţi şi spini ai înotătoarelor (*Hybodus, Acrodus* etc.), crosopterigienii (*Laugia*) şi actinopterigienii chondrostei.

Un eveniment remarcabil al vieţii marine, produs în Triasic, a fost invazia dinspre uscat a unui grup de amfibieni – trematosaurii (*Trematosaurus* – Fig. 84-L). Aceştia erau stegocefali rachitomi carnivori, cu aspect de crocodil, care dispar însă la sfârşitul perioadei, fiind probabil eliminaţi de reptilele marine concurente.

Reptilele realizează în Triasic o adevărată invazie în domeniul marin. Ele sunt reprezentate prin ichthyosaurieni (*Mixosaurus* – Fig. 86-K, *Shonisaurus* – o formă gigantică de 15 m lungime) şi sauropterigieni (Nothosauria – *Nothosaurus* – Fig. 86-L, *Ceresiosaurus*). În apele marine îşi face apariţia un grup, probabil de euriapside, cunoscut exclusiv din Triasic – placodontele (Placodontia – *Placodus* – Fig. 86-J). Unele dintre acestea au imitat morfologia clelonienilor (*Placochelys, Henodus*).

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l - l a g u n a r. Fauna continentală se remarcă prin unele artropode, peşti, amfibieni şi reptile; în cadrul tetrapodelor apare acum o nouă clasă – mamiferele (Mammalia).

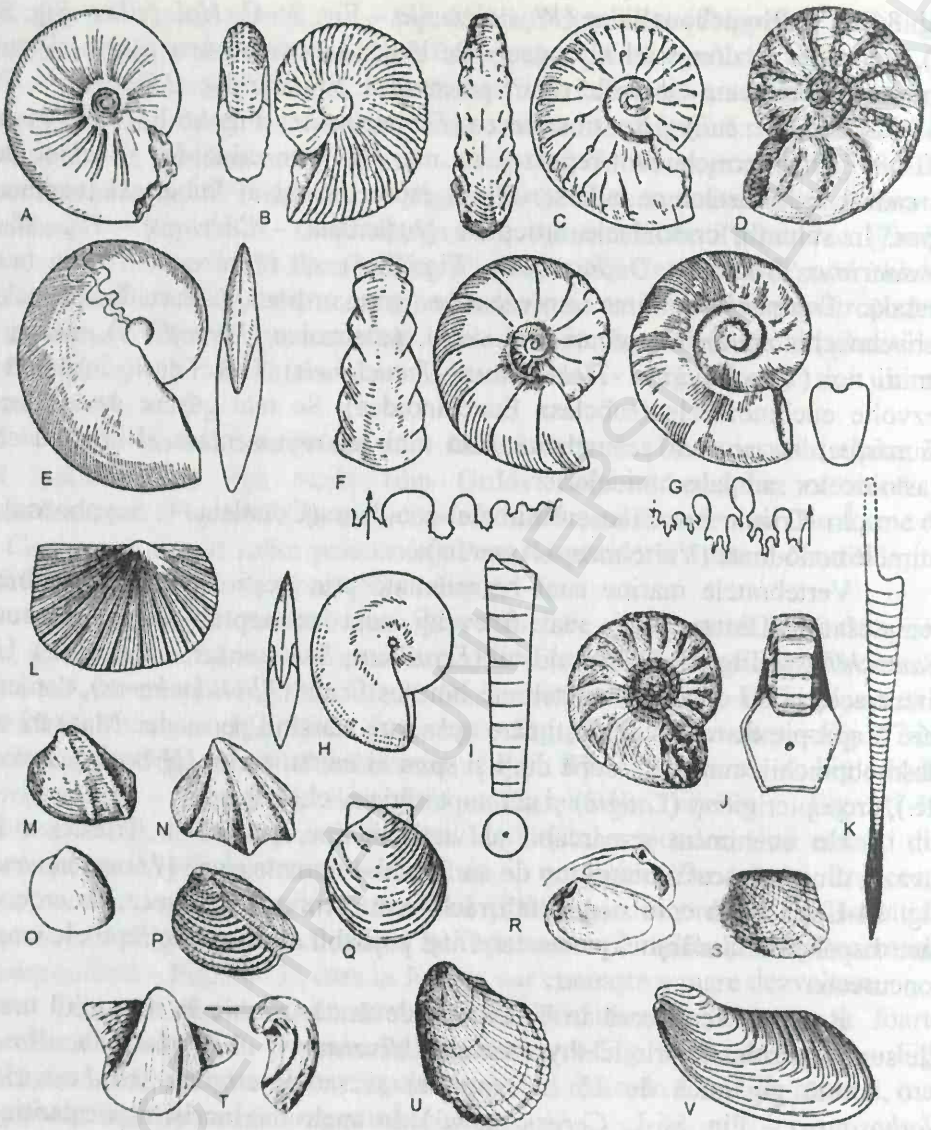


Fig. 85. Triasic mediu. A – *Ptychites studeri*; B – *Trachyceras aon*; C – *Ceratites trinodosus*; D – *Ceratites compressus*; E – *Discoceratites semipartitus*; F – *Ceratites nodosus*; G – *Monophyllites aonis*; H – *Beneckeia buchi*; I – *Michelinoceras sp.*; J – *Germanonautilus bidorsatus*; K – *Atractites haueri*; L – *Daonella lommeli*; M – *Myophoria vulgaris*; N – *M. pesanseri*; O – *M. orbicularis*; P – *M. elegans*; Q – *Entolium discites*; R – *Trigonodus sondbergeri*; S – *Cardita crenata*; T – *Cassianella gryphaeata*; U – *Lima striata*; V – *Gervilleia (Hoernesia) buchi* (A-C, E-I, K, M, Q, V după E. Saulea, 1967; D, F, J, N-P, R-T, T, U după N. Tătărâm, 1984).

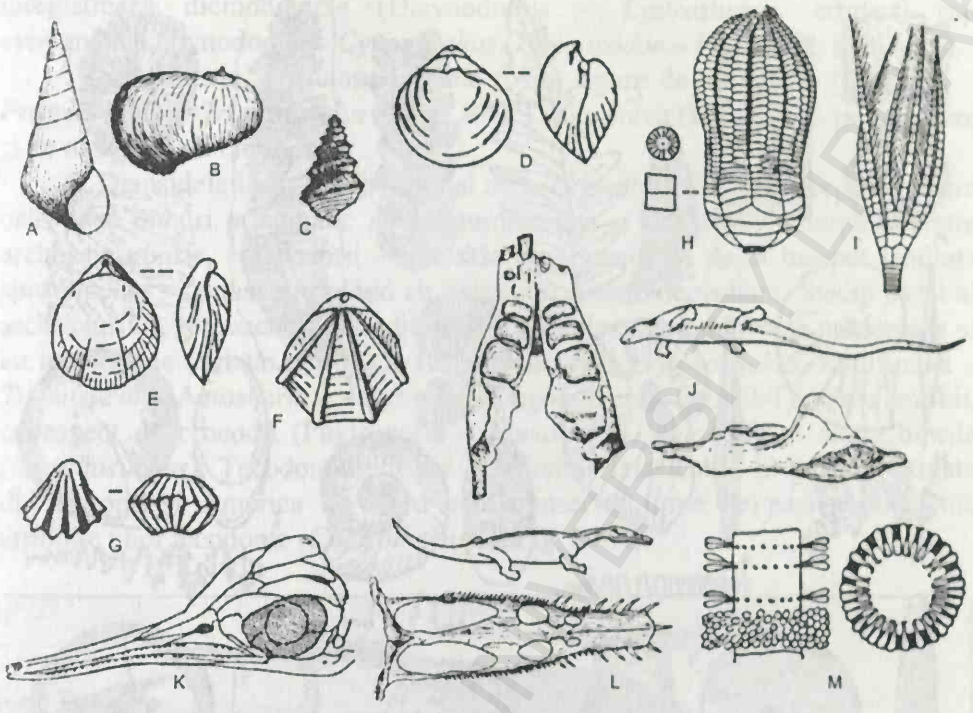


Fig. 86. Triasic mediu. A – *Undularia scalata*; B – *Naticopsis meriani*; C – *Murchisonia (Cheilotoma) blumi*; D – *Mentzelia mentzeli*; E – *Coenothyris vulgaris*; F – *Tetractinella trigonella*; G – *Rhynchonella decurtata*; H – *Encrinus liliiformis*; I – *Dadocrinus gracilis*; J – *Placodus gigas*; K – *Mixosaurus cornalianus*; L – *Nothosaurus mirabilis*; M – *Diplopora annulata* (A-C, I-L după N. Tătărâm, 1984; D-J, M după E. Saulea, 1967).

Artropodele sunt reprezentate prin insecte (orthopteroide, coleopteroide, efemeroptere, mecoptere, diptere etc.) şi crustacee branchiopode (*Estheria minuta* – Fig. 89-K), ce se găsesc frecvent în faciesurile lagunare ale Triasicului germanic. Din faciesuri limnice şi salmastre se cunosc ostracode.

Peştii de apă dulce sunt reprezentaţi de Dipnoi (*Ceratodus* – Fig. 89-Q).

Amfibienii sunt relativ frecvenţi în faciesurile continentale şi sunt reprezentaţi în cea mai mare parte de stegocefali de tip paleozoic, care vor dispărea la sfârşitul Triasicului (recent au fost descoperiţi stegocefali din Cretacicul inferior al Australiei). Dintre aceştia, în această perioadă a trăit cel mai mare amfibian din toate timpurile – stereospondilul *Mastodonsaurus* (Fig. 89-N). Din Paleozoic mai persistă acum şi Lepospondyli. În Triasic apăruseră şi prototipurile moderne de amfibieni cunoscute prin unica fosilă de *Protobatrachus* (=*Triadobatrachus*) din Madagascar, un proanur ce prefigurează broaştele actuale.

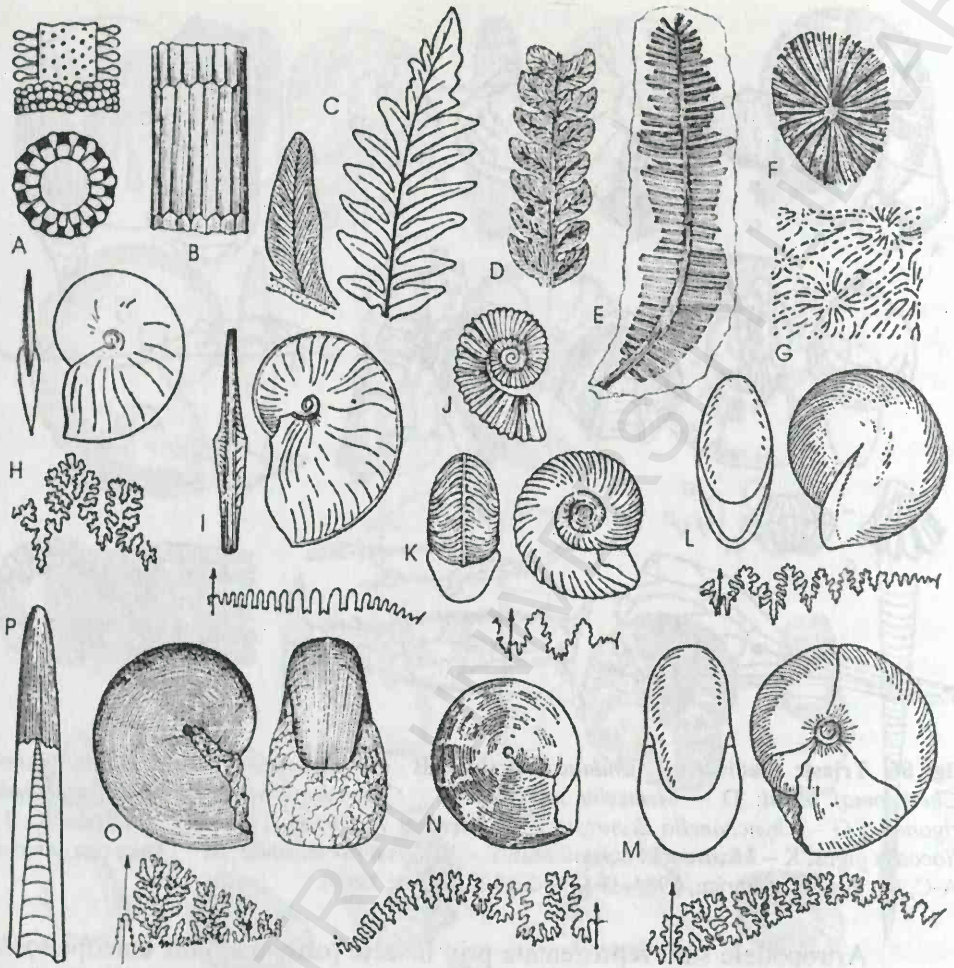


Fig. 87. Triasic superior. A – *Gyroporella vesiculifera*; B – *Equisetites arenaceus*; C – *Thinnfeldia rhomboidalis*; D – *Cladophlebis remota*; E – *Pterophyllum jaegeri*; F – *Montlivaltia norica*; G – *Thamnasteria rectilamellosa*; H – *Pinacoceras metternichi*; I – *Sageceras heidingeri*; J – *Choristoceras marshi*; K – *Tropites subbullatus*; L – *Arcestes intuslabiatus*; M – *Joannites cymbiformis*; N – *Romanites simionescui*; O – *Cladiscites tornatus*; P – *Aulacoceras timorense* (A, C, F-I, K-N, P după E. Saulea, 1967; B, D, E, J, O după N. Tătărâm, 1984).

Reptilele cunosc o mare dezvoltare. Pe de o parte, se continuă din Paleozoic unele tipuri vechi iar pe de alta apar numeroase tipuri noi care vor cunoaşte o dezvoltare extraordinară în Mesozoic. Din Paleozoic se continuă therapsidele (reptile mamaliene erbivore sau carnivore), care vor dispărea către sfârşitul Triasicului. Dintre acestea, o mare răspândire pe continentul Gondwana

înregistrează dicinodontele (Dicynodontia – *Lystrosaurus*, erbivor) sau cynognatele (Cynodontia – *Cynognathus*, *Thrinaxodon* – Fig. 84-M, carnivore).

Din Triasic se cunosc primele fosile sigure de clelonieni (Chelonia – *Proganochelys=Triassochelys* – Fig. 89-U) care prezintă încă dinți pe maxilare și pe oasele bazei craniului.

Diapsidele încep acum cea mai mare dezvoltare din cadrul reptilelor prin cele două ramuri principale: Archosauromorpha și Lepidosauromorpha. Dintre archosauromorfe, archosaurii – diapside care manifestă de la început tendința spre bipedie – cunosc, începând cu Triasicul, o mare dezvoltare. Stocul bazal al archosaurilor, reprezentat de ordinul Thecodontia, cuprinde forme numeroase și cu morfologie variată: patrupede (Proterosuchia – *Erythrosuchus,* Rauisuchia – *Ticinosuchus,* Aetosauria – *Aetosaurus, Stagonolepis* – Fig. 89-T), unele amfibii, cu aspect de crocodil (Phytosauria – *Parasuchus, Belodon*), și altele bipede (*Ornithosuchus*). Tecodontele dispar la sfârșitul Triasicului. În gresiile vărgate din Europa și America de Nord s-au conservat urme de pași pentadactile atribuite unor tecodonte (*Cheirotherium* – Fig. 84-K).

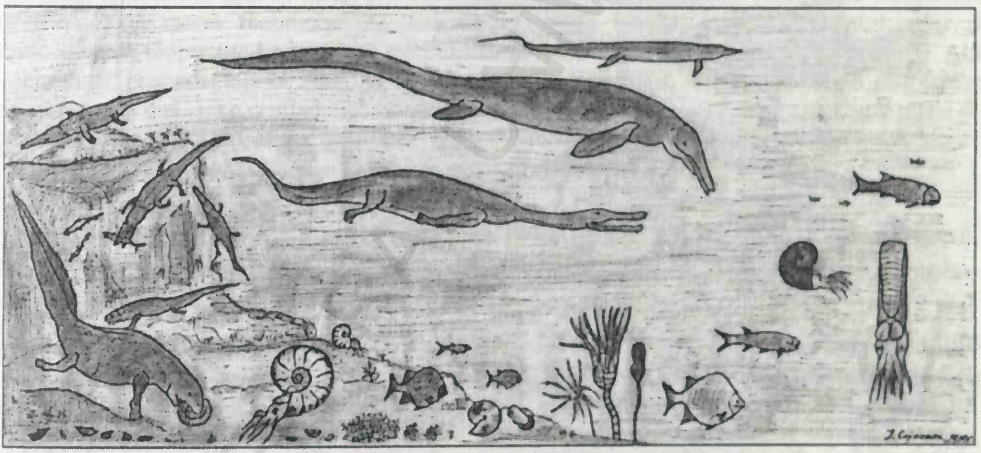


Fig. 88. Viața în Triasic. La începutul Mesozoicului, mările au cunoscut invazia, dinspre uscat, a mai multor grupuri de prădători: reptilele și amfibienii trematosauri (*Trematosaurus*, stânga-sus). Dintre reptile, unele aparțin exclusiv Triasicului: placodontele (*Placodus*, stânga-jos) și nothosaurii, formele primitive ale sauropterygienilor (*Nothosaurus*, carnivor feroce de 3,5 m lungime, centru). Ichthyosaurii sunt reprezentați prin formele lor primitive (*Cymbospondylus*, de 6-7 m lungime, sus). Peștii osoși sunt în plină dezvoltare: chondrostei, holostei (*Semionotus*, dreapta), și subholostei (*Redfieldia*, jos-dreapta, și *Cleithrolepis* (jos-prim-plan). Nevertebrate: ceratiți, dintre ammonoidee (*Ceratites*, jos-stânga, *Trachyceras*, dreapta, *Arcestes*, jos-mijloc, *Tirolites*, dreapta-margine); bivalve, gastropode, hexacorali, crinoidee (*Encrinus*, jos-mijloc).

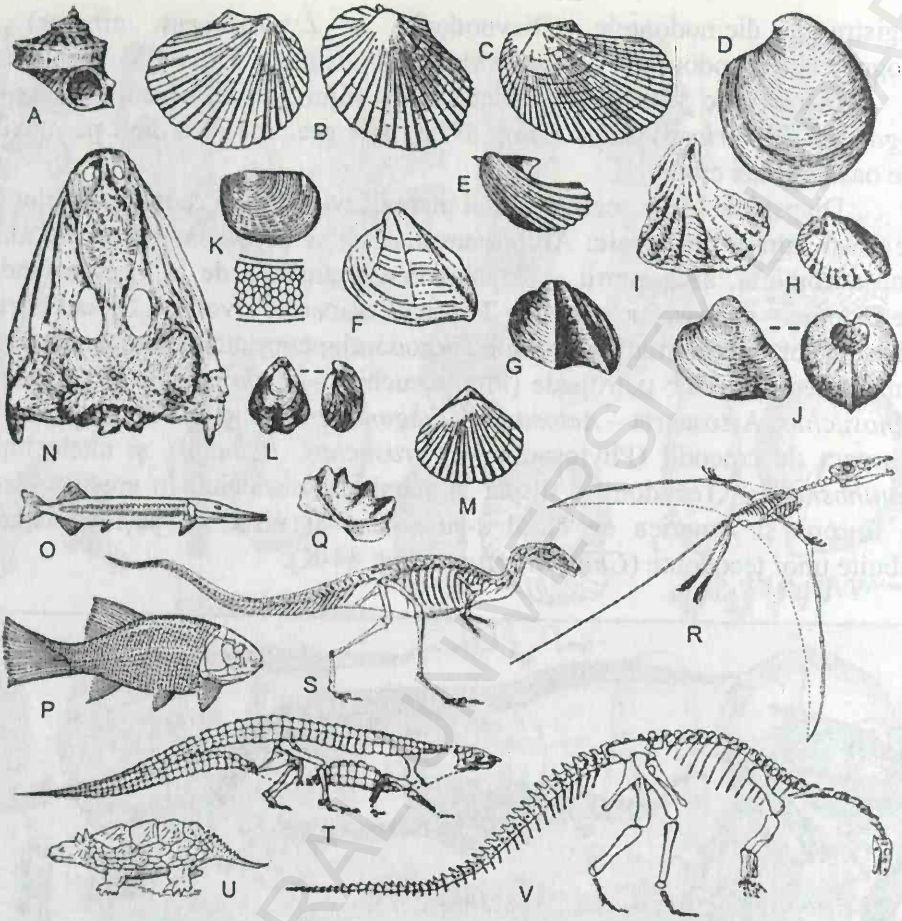


Fig. 89. Triasic superior. A – *Worthenia solitaria*; B – *Entomonotis ochotica*; C – *Monotis salinaria*; D – *Megalodon scutatus*; E – *Rhaetavicula contorta*; F – *Myophoria kefersteini*; G – *M. traversa*; H – *M. (Costatoria) goldfussi*; I – *Ostrea montis caprilis*; J – *Pachycardia rugosa*; K – *Estheria minuta*; L – *Terebratula gregaria*; M – *Halorella amphitoma*; N – *Mastodonsaurus giganteus*; O – *Saurichthys (Belonorhynchus)*; P – *Semionotus bergeri*; Q – *Ceratodus kaupi* (dinte); R – *Eudimorphodon sp.*; S – *Procompsognathus triassicus*; T – *Stagonolepis sp.*; U – *Proganochelys (=Triassochelys) sp.*; V – *Plateosaurus sp.* (A, D, E, G, H-J, L, N, S după N. Tătărâm, 1984; B, C, F, K, M, O, P, Q, U după E. Saulea, 1967; R după Wild, 1978, în M. Benton, 2000; T după Walker, 1961, în R. Carroll, 1988; V după Galton, în R. Carroll, 1988).

În Triasic se diferențiază, dintre tecodonte, alte ordine de archosauri: crocodilienii (Crocodylia), pterosaurienii (Pterosauria) și dinosaurienii (Saurischia și Ornithischia). Crocodilienii triasici sunt forme terestre, de talie mică, bipede (*Gracilisuchus, Saltoposuchus*) sau patrupede (*Terrestrisuchus*).

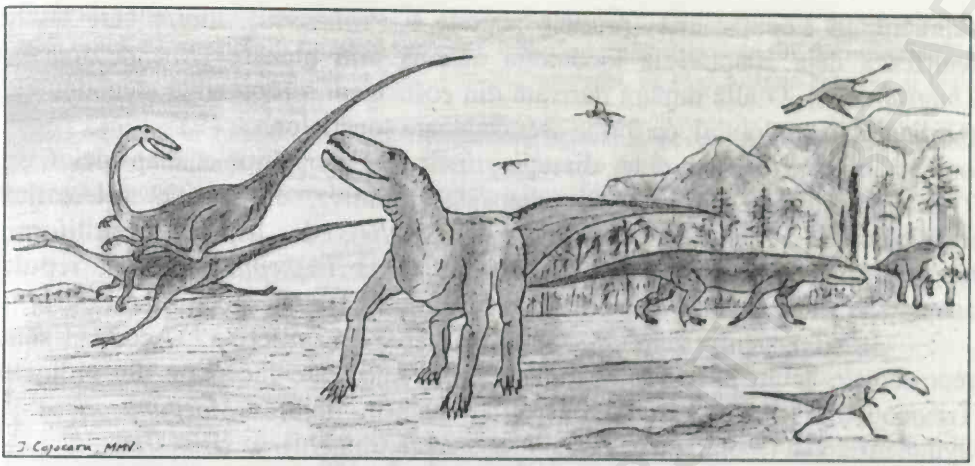


Fig. 90. Viaţa în Triasic. În Triasic, reptilele pun stăpânire absolută pe mediile terestre. Synapsidele (dreapta-margine) cedează locul unor competitori mult mai agili, archosaurii. Formele primitive ale acestora, tecodontele, au dat prădători mari, de 6-7 m lungime, precum rauisuchidele (centru). Dinosaurii, apăruţi acum (*Coelophysis*, stânga), se vor impune peste toate tetrapodele timpului prin marea mobilitate conferită de locomoţia bipedă. În aceste timpuri, apar şi crocodilienii, reprezentaţi prin forme mici bipede (*Gracilisuchus*, dreapta-jos) sau patrupede. Alţi archosauri, prin adaptare la zbor, au dat naştere pterosaurienilor, reprezentaţi acum prin forme purtătoare de dinţi şi cu coada lungă (*Eudimorphodon*, dreapta-sus). Vegetaţia este reprezentată de gimnosperme (pteridosperme, conifere) şi unele ferigi de tip paleozoic (*Pleuromeia*, dintre Lepidopsida). Peisajul general sugerează un mediu de climă caldă şi uscată.

Pterosaurienii sunt reprezentaţi prin forme primitive cu corpul greoi, capul mare, dinţi pe maxilare şi coadă lungă grupate în Subordinul Rhamphorhynchoidea (*Eudimorphodon* – Fig. 89-R, *Peteinosaurus*).

Dinosaurienii, apăruţi la începutul Triasicului superior (Carnian), sunt reprezentaţi prin cele două ordine Saurischia şi Ornithischia. Dintre saurischieni, se cunosc theropode primitive (*Eoraptor, Herrerasaurus, Coelophysis, Procompsognathus* – Fig. 89-S) şi prosauropode (*Plateosaurus* – Fig. 89-V, *Massospondylus*). Alături de archosauri, în Triasic se păstrează şi o serie de archosauromorfe primitive precum Protorosauria (*Tanystrophaeus*), Rhynchosauria (*Hyperodapedon*) şi Trilophosauria (*Trilophosaurus*).

Al doilea mare grup al diapsidelor, care conservă modul patruped de locomoţie al amniotelor primitive, este reprezentat de Infraclasa Lepidosauromorpha; acestea se diversifică, dar mult mai puţin spectaculos decât archosauromorfele.

Ordinul Eosuchia, care grupează tipurile primitive de lepidosauromorfe, cuprinde reptile asemănătoare şopârlelor (dar cu arcul temporal inferior complet –*Youngina*). Dintre eosuchieni, care se continuă din Permian, se individualizează

supraordinul Lepidosauria (primele şopârle – *Prolacerta*), dintre care unele realizează deja adaptări la locomoţia aeriană prin planare (*Kuehneosaurus, Longisquama*). O altă ramură derivată din eosuchieni o reprezintă sfenodontele (Ordinul Sphenodontia), cu forme asemănătoare şopârlelor.

În afara acestor două direcţii principale de evoluţie a diapsidelor, în Triasic se întâlnesc o serie de diapside primitive, cu poziţie sistematică insuficient lămurită: Araeoscelida (*Araeoscelis*), de aspect lacertiliform, Choristodera (*Champsosaurus*) şi Thalattosauria (*Askeptosaurus*) – reptile adaptate la viaţa acvatică cu aspect lacertiliform, respectiv crocodiliform.

În Triasicul superior (Rhetian) apar mamiferele. Acestea sunt reprezentate acum prin forme de dimensiuni mici care fac parte din ordinele Triconodonta (molari cu trei cuspizi aşezaţi în linie – *Morganucodon*) şi Symmetrodonta (molari cu trei cuspizi aşezaţi în triunghi).

Perioada J U R A S I C Ă
(-205 – 142 m.a.)

Denumirea perioadei (A. Brongniart, 1829) vine de la Munţii Jura (din estul Franţei şi vestul Elveţiei) care, în cea mai mare parte, sunt constituiţi din depozite formate în această perioadă.

Jurasicul este timpul care a trecut de la dispariţia ceratiţilor şi prima apariţie a amonoideului *Psiloceras planorbis,* şi până la apariţia amoniţilor *Fauriella boissieri şi Berriasella jacobi.* A durat aproximativ 60 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 91). În această perioadă cele mai importante evenimente tectonice au fost mişcările epirogenice. Din cauza unor pronunţate transgresiuni marine, mările epicontinentale au avut o mare extindere. Europa era un imens arhipelag care separa Scandinavia de Angara.

Din Jurasic începe scindarea supercontinentului Pangaea. Acest proces a cuprins trei etape: Jurasic, Cretacic şi Neozoic inferior.

Prima etapă de scindare a Pangaeii începe în Jurasicul mediu, acum circa 180 m.a. După un episod de activitate vulcanică de-a lungul coastei estice a Americii de Nord şi coastei de nord-vest a Africii s-a deschis Oceanul Atlantic Central, pe măsură ce America de Nord s-a deplasat spre nord-vest. Depărtarea Americii de Nord de America de Sud a dat naştere Golfului Mexic. În acelaşi timp, de-a lungul marginilor adiacente ale estului Africii, Antarcticii şi Madagascar, au avut loc erupţii vulcanice intense ce au anunţat formarea Oceanului Indian de Vest.

În timpul Mesozoicului, America de Nord şi Eurasia au format un uscat numit uneori Laurasia. Pe măsură ce Oceanul Atlantic Central s-a deschis, Laurasia s-a rotit de la vest la est, trimiţând America de Nord spre nord şi Eurasia spre sud. În consecinţă depozitele carbonifere, abundente în estul Asiei în Jurasicul inferior, au fost înlocuite cu deşerturi şi depozite de sare în timpul Jurasicului superior, pe măsură ce Asia s-a deplasat dintr-o zonă cu climă temperată umedă, spre o zonă cu climă tropicală uscată. Această deplasare de la vest la est a Laurasiei avea să ducă la închiderea largului ocean Tethys, în formă de V, ce separa Laurasia de supercontinentul sudic

Gondwana, aflat pe cale fragmentare. În domeniul Tethysului, Cimmeria intră în coliziune cu partea estică a Laurasiei (în Jurasicul superior), închizând astfel Paleotethysul. Supercontinentul Gondwana se dezmembrează într-un bloc Afro-sud-american, un bloc australo-antarctic şi India care continuă tranziţia spre nord.

Clima. În Jurasic clima a fost caldă, fără diferenţieri accentuate, dovadă fiind marea frecvenţă a formaţiunilor recifale calcaroase, zăcămintele de bauxită şi de cărbuni din zona tropicală Mesogea. Zonele boreale şi cele australe au avut un climat temperat.

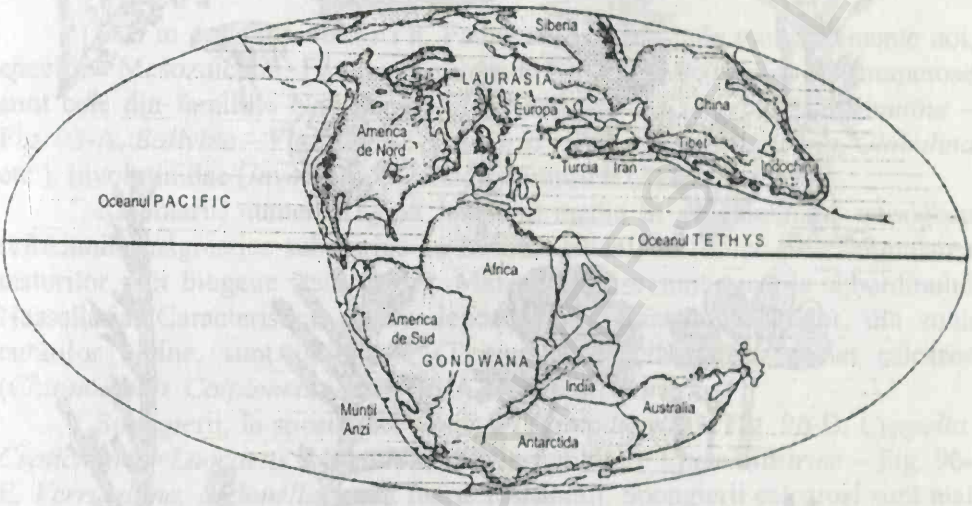


Fig. 91. Jurasic superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 152 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viaţa în Jurasic

Jurasicul se caracterizează prin diversificarea şi dezvoltarea deosebită a vieţuitoarelor atât în domeniul marin (Fig. 97), cât şi în domeniul continental (Fig. 99). Predomină amoniţii, reptilele şi gimnospermele. În această perioadă viaţa mesozoică atinge apogeul dezvoltării ei.

Flora

Domeniul marin. Flora marină se caracterizează prin frecvenţa algelor verzi Dasycladaceae (*Actinoporella, Linoporella*) şi Botryococcaceae, a algelor roşii Solenoporaceae (*Solenopora*), a diatomeelor (Bacillariophyta) şi a algelor aurii (Coccolithophoridales).

Domeniul continental. Pe continente flora este dominată de gimnosperme, în special coniferale (*Araucaria microphylla* – Fig. 92-N, *Brachyphyllum* – Fig. 92-O, *Palaeocyparis* – Fig. 92-M, *Abies*), ginkgoale

(*Baiera* – Fig. 92-J, *Furcifolium* – Fig. 92-K, *Ginkoidium* – Fig. 92-L, *Ginkgoites* – Fig. 92-H-I) şi cycadale (*Palaeocycas*), care ating apogeul dezvoltării lor.

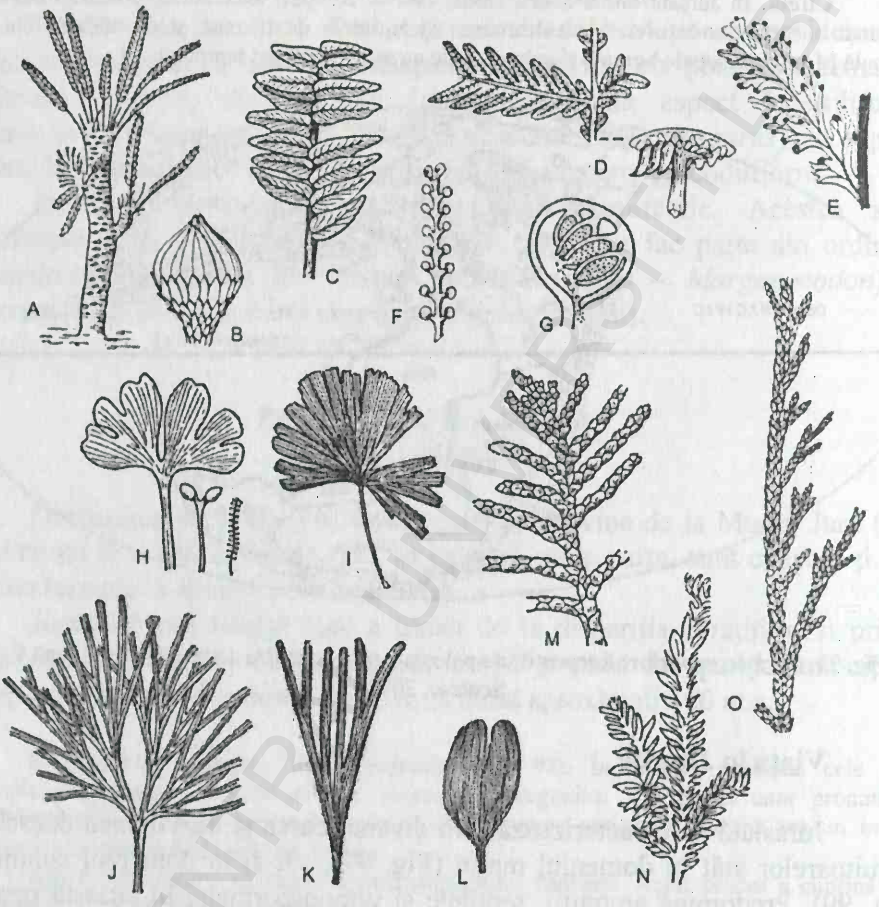


Fig. 92. Jurasic. A – *Williamsonia sewardiana*; B – *W. gigas*; C – *Otozamites decorus*; D – *Lepidopteris ottonis*; E – *Coniopteris trautscholdii*; F – *Gristhorpia nathorsti*; G – *Caytonia sewardi*; H – *Ginkgoites huttoni*; I – *Ginkgoites acosmia*; J – *Baiera ahnertii*; K – *Furcifolium longifolium*; L – *Ginkoidium furcinerve*; M – *Palaeocyparis princeps*; N – *Araucaria microphylla*; O – *Brachyphyllum mamillarae* (A, C, G, H, M, N după E. Saulea, 1967; B, D, F după N. Tătărâm, 1984; E, I, J, K, L, O după I. Petrescu şi O. Dragastan, 1981).

Foarte răspândite sunt, de asemenea, nilssonialele (*Nilssonia*), bennettitalele (*Cycadeoidea, Williamsonia* – Fig. 92-A-B, *Williamsoniella, Wielandia, Otozamites decorus* – Fig. 92-C) şi caytonialele (*Caytonia* – Fig. 92-G, *Sagenopteris, Gristhorpia* – Fig. 92-F). Există şi pteridosperme dar cu

răspândire mai localizată, mai ales pe continentul Gondwana. Pteridofitele au un rol secundar, deşi apar genuri noi. Se găsesc arthropside (Arthropsida – *Equisetites, Neocalamites*), numeroase filicopside (Filicopsida – *Lepidopteris* – Fig. 92-D, *Coniopteris* – Fig. 92-E, gen propriu Jurasicului). Foarte rar sunt semnalate angiosperme.

Fauna

D o m e n i u l m a r i n. Fauna marină cuprinde multe elemente noi, specifice Mesozoicului. Foraminiferele sunt destul de frecvente. Mai numerose sunt cele din familiile Nodosariidae (*Frondicularia, Citharina, Marginulina* – Fig. 93-A, *Bolivina* – Fig. 93-B, *Cristellaria* – Fig. 93-C, *Lenticulina, Globulina* etc.), Involutinidae (*Involutina*), Ceratobuliminidae (*Reinholdella*).

Radiolarii, numeroşi după Jurasicul mediu în geosinclinalul mesogean (efuziunile magmatice submarine au furnizat silice), au format prin acumularea testurilor roci biogene (radiolarite). Mai numeroase sunt speciile subordinului Nassellaria. Caracteristice pentru depozitele din Jurasicul superior, din zona cutărilor alpine, sunt tintininele (Tintinnina) – ciliate cu schelet calcaros (*Chitinoidella, Calpionella* – Fig. 96-A-B, *Crassicolaria*).

Spongierii, în special cei silicioşi (*Tremadictyon* – Fig. 96-D, *Cyppelia, Craticularia=Laocaetis* – Fig. 96-C, *Cylindrophyma, Cnemidiastrum* – Fig. 96-E, *Verruculina, Melonella*), sunt foarte răspândiţi. Spongierii calcaroşi sunt mai rari (*Peronidella* – Fig. 96-G, *Stellispongia* – Fig. 96-F); ei indică ape mai puţin adânci. Foarte rar se mai găsesc încă stromatoporoidee (*Actinostromaria*).

Celenteratele sunt foarte variate. Cei mai numeroşi sunt hexacoralierii (ordinul Scleractinia=Hexacorallia), care au o deosebită importanţă paleogeografică iar unii şi stratigrafică. În Jurasicul inferior hexacoralii, solitari şi coloniali, sunt asemănători celor din Triasic. Începând din Jurasicul mediu şi mai ales în Jurasicul superior, au construit recife în mările epicontinentale din vecinătatea Tethysului reprezentanţi ai familiilor: Calamophylliidae (*Calamophyllia, Isastrea* – Fig. 96-J), Stylinidae, Montlivaltiidae (*Montlivaltia, Thecosmilia* – Fig. 96-H), Synastreidae, Thamnasteriidae, Microsolenidae, Faviidae, Fungiidae (*Latimaeandria* – Fig. 96-I). Se cunosc şi impresiuni de meduze (pe calcarele litografice de la Solnhofen).

Moluştele sunt în plină evoluţie şi mult diferite faţă de cele triasice. Cefalopodele au cea mai mare importanţă pentru stratigrafia Jurasicului. Ammonoideele ating apogeul dezvoltării lor (se cunosc câteva mii de specii). Ele sunt reprezentate prin ordinele Phylloceratida, Lytoceratida şi, mai ales, Ammonitida. Primele două ordine au o evoluţie lentă în timpul Jurasicului, în timp ce amonitidele cunosc o mare diversificare.

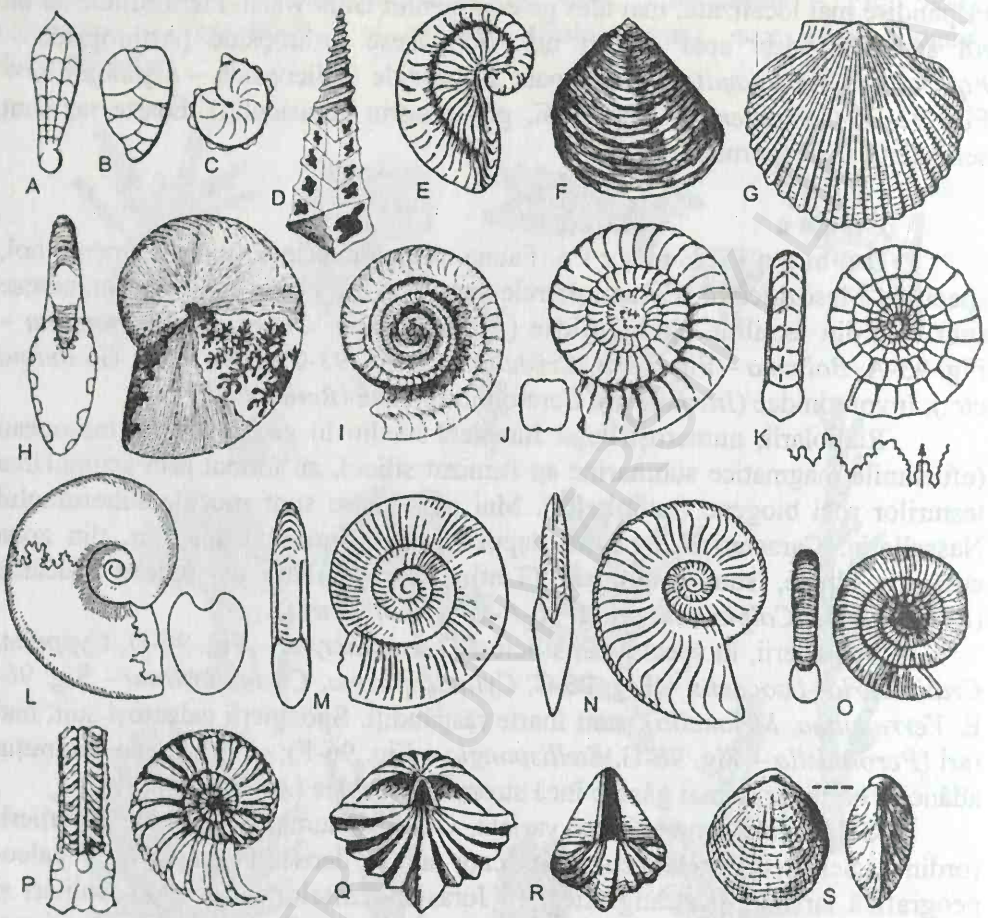


Fig. 93. Jurasic inferior. A – *Marginulina prima*; B – *Bolivina rhumbleri*; C – *Cristellaria sp.*; D – *Nerinea sp.*; E – *Gryphaea (Liogryphaea) arcuata*; F – *Plagiostoma gigantea*; G – *Pseudopecten aequivalvis*; H – *Phylloceras heterophyllum*; I – *Hildoceras bifrons*; J – *Arietites bucklandi*; K – *Echioceras raricostatum*; L – *Lytoceras (Pachylytoceras) jurense*; M – *Psiloceras planorbis*; N – *Amaltheus margaritatus*; O – *Dactylioceras commune*; P – *Pleuroceras spinatum*; Q – *Spiriferina walcotti*; R – *Spiriferina muensteri*; S – *Cincta numismalis* (A-C, H, I, O-S după N. Tătărâm, 1984; E, G, J, K-N după E. Saulea, 1967; D după V. Barbu, 1968; F după A. H. Müller, 1981).

Ca răspândire, se constată că phylloceratidele şi lytoceratidele sunt frecvente în domeniul mesogean, în timp ce ammonitidele au o distribuţie globală, atât în zonele geosinclinale mosogeene şi pacifice, cât şi în mările epicontinentale adiacente acestora. Phylloceratidele (*Phylloceras* – Fig. 93-H, *Tragophylloceras*) şi lytoceratidele (*Lytoceras* – Fig. 93-L) se cunosc pe tot parcursul Jurasicului (şi se continuă şi în Cretacic).

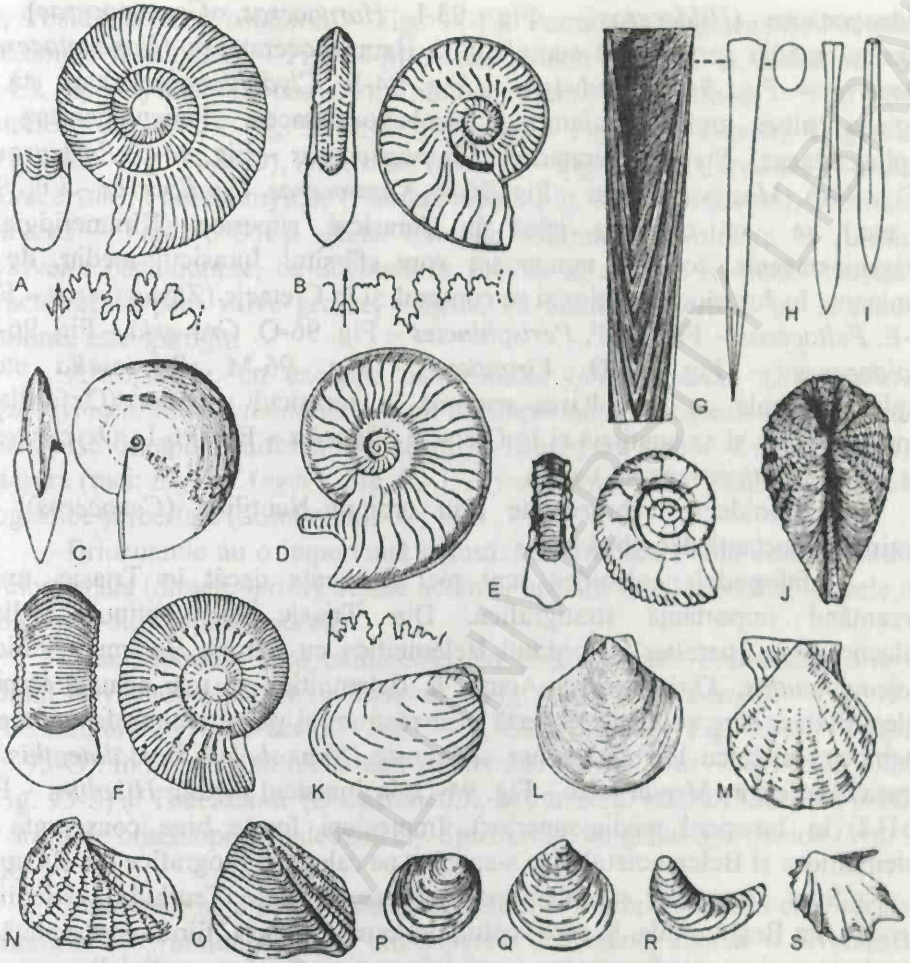


Fig. 94. Jurasic mediu. A – *Parkinsonia parkinsoni*; B – *Ludwigia murchisone*; C – *Oxycerites aspidoides*; D – *Leioceras opalinum*; E – *Zigzagiceras zigzag*; F – *Stephanoceras humphresianum*; G – *Megateuthis giganteus*; H – *Hibolites semihastatus*; I – *H. hastatus*; J – *Pholadomya murchisoni*; K – *Aucella (Buchia) mosquensis*; L – *Entolium disciforme*; M – *Aequipecten vagans*; N – *Trigonia (Clavitrigonia) navis*; O – *T. (Lyriodon) costata*; P – *Posidonia alpina*; Q - *Astarte voltzi*; R – *Liostrea acuminata*; S – *Oxytoma costata* (A, B, D, F, H, I, K, M-O, Q după E. Saulea, 1967; C, E, G, J, L, P, R, S după N. Tătărâm, 1984).

Ammonitidele, reprezentate prin numeroase familii, genuri şi specii, grupate în mai multe suprafamilii, caracterizează numai anumite intervale de timp. Astfel, în Jurasicul inferior caracteristici sunt amoniţi din suprafamiliile: Psiloceratacea (*Psiloceras* – Fig. 93-M, *Arietites* – Fig. 93-J, *Euasteroceras, Echioceras* – Fig. 93-K etc.), Eoderoceratacea (*Eoderoceras, Dactylioceras* – Fig. 93-O, *Amaltheus* – Fig. 93-N, *Pleuroceras* – Fig. 93-P etc.) şi

Hildoceratacea (*Hildoceras* – Fig. 93-I, *Harpoceras, Grammoceras*). În Jurasicul mediu se dezvoltă suprafamilia Hammatoceratacea (*Hammatoceras, Leioceras* – Fig. 94-D, *Ludwigia* – Fig. 94-B, *Clydonioceras*), care stă la originea altor trei suprafamilii: Stephanoceratacea, Perisphinctacea şi Haploceratacea). Stephanoceratacеele (*Stephanoceras* – Fig. 94-F, *Parkinsonia* – Fig. 94-A, *Macrocephalites* – Fig. 96-K, *Kosmoceras, Cardioceras* – Fig. 96-R etc.) se vor continua până în Jurasicul superior (Kimmeridgian). Perisphinctaceele, tot mai numeroase spre sfârşitul Jurasicul mediu, devin dominante în Jurasicul superior şi se continuă şi în Cretacic (*Zigzagiceras* – Fig. 94-E, *Peltoceras* – Fig. 96-P, *Perisphinctes* – Fig. 96-Q, *Gravesia* – Fig. 96-N, *Aspidoceras* – Fig. 96-O, *Virgatites* – Fig. 96-M, *Berriasella* etc.). Haploceratacеele au dezvoltarea maximă în Jurasicul superior (Oxfordian–Kimmeridgian) şi se continuă şi în Cretacic (*Oppelia* – Fig. 96-L, *Oxycerites* – Fig. 94-C, *Hecticoceras* etc.).

Nautiloideele, reprezentate prin ordinul Nautilida (*Cenoceras*), nu prezintă importanţă deosebită.

Cefalopodele coleoidee sunt mai frecvente decât în Triasic, unele prezentând importanţă stratigrafică. Din Triasic se continuă ordinul Aulacocerida (*Ausseites*) şi ordinul Belemnitida cu familia Belemnoteuthidae (*Belemnoteuthis, Xiphoteuthis*). Acum, la Belemnitida se mai adaugă familia Belemnitidae, care se caracterizează prin rostrum şi proostracum dezvoltate şi fragmocon mic, cu loji numeroase şi înguste (*Nannobelus, Passaloteuthis,* în Jurasicul inferior; *Megateuthis* – Fig. 94-G, în Jurasicul mediu; *Hibolites* – Fig. 94-H-I, în Jurasicul mediu-superior). Impresiuni foarte bine conservate de Belemnitidae şi Belemnoteuthidae s-au găsit pe calcarele litografice din Bavaria.

Sunt semnalate şi coleoidee moderne, primele Teuthida şi Sepiida, derivate din Belemnitida, la care cochilia este mult redusă, fiind reprezentată de proostracum şi un mic fragmocon (sepiidele au şi un rostrum vestigial).

Gastropodele sunt numeroase şi, multe dintre ele, asemănătoare celor actuale. Mai răspândite sunt suprafamiliile: Pleurotomariacea (*Pleurotomaria*), Loxonematacea (*Promathilda*), Cerithiacea (*Procerithium*), Nerineacea (*Nerinea* – Fig. 93-D, *Itieria* – Fig. 96-T), Strombacea (*Aporrhais, Harpagodes* – Fig. 96-S) etc. Ultimele două suprafamilii sunt frecvente în faciesurile calcaroase şi recifale.

Dintre bivalve, au dispărut majoritatea celor triasice (*Myophoria, Daonella*), iar în cadrul multor ordine existente apar genuri noi, multe dintre acestea fiind apropiate de cele actuale. Bivalvele au dat numeroase fosile de facies dar puţine fosile caracteristice. Se găsesc Nuculanidae (*Nuculana=Leda*), Arcidae (*Arca*), Cucullaeidae (*Cucullaea*), Mytilidae (*Mytilus, Modiolus*), Pteriidae (*Pteria, Oxytoma* – Fig. 94-S), Buchiidae (*Buchia=Aucella* – Fig. 94-

K), Posidoniidae (*Posidonia* – Fig. 94-P), Pernidae (*Isognomon*), Pectinidae (*Chlamys, Aequipecten* – Fig. 94-M, *Pseudopecten* – Fig. 93-G, *Entolium* – Fig. 94-L), Spondylidae (*Spondylus*), Limidae (*Lima, Plagiostoma* – Fig. 93-F), Ostreidae (*Liostrea* – Fig. 94-R, *Liogryphaea* – Fig. 93-E, *Lopha*), Trigoniidae (*Trigonia* – Fig. 94-N-O), Astartidae (*Astarte* – Fig. 94-Q), Cardiidae (*Cardium, Protocardia*), Pholadomyidae (*Pholadomya* – Fig. 94-J, *Goniomya*), Diceratidae (*Diceras* – Fig. 96-U) şi altele. Este de subliniat dezvoltarea în Jurasic a bivalvelor pachiodonte, ca adaptare la fixarea în mediile recifale. Acestea se caracterizează prin valve groase, inegale, cu dentiţie puternică iar la *Diceras* umbonul este spirogir.

Artropodele, cu excepţia ostracodelor (*Ogmoconcha, Oligocythereis, Lophocythere, Macrodentina* etc.), nu au importanţă stratigrafică. Se cunosc şi numeroase decapode diferenţiate acum în Brachyura (crabi – *Goniochirus*) şi Macrura (raci: *Eryon, Aeger* – Fig. 95-J, *Eryma*), foarte bine păstrate în calcarele litografice şi recifale (Solnhofen).

Briozoarele au o importanţă redusă. Mai frecvente sunt cele din ordinul Cyclostomata (*Stomatopora*). Apare acum şi ordinul Cheilostomata, cu cele mai evoluate şi diferenţiate zooecii.

Brachiopodele sunt numeroase dar puţin variate. Predomină cele din ordinul Rhynchonellida (*Acanthothyris* – Fig. 95-E, *Rhynchonella* – Fig. 95-A) şi Terebratulida (*Terebratula* – Fig. 95-B, *Dictyothyris* – Fig. 95-C, *Pygope* – Fig. 95-O). În număr mai redus sunt Zeilleridae-le (*Zeilleria* – Fig. 95-D, *Cincta* – Fig. 93-S) şi Thecidae-le (*Davidsonella*). În Jurasicul inferior încă mai persistă un ordin de brachiopode paleozoice – Spiriferida, cu genul *Spiriferina* (Fig. 93-Q-R).

Echinodermele sunt numeroase, cele mai importante fiind crinoideele şi echinoideele. Crinoideele, toate din subclasa Articulata, cunosc o diversificare faţă de Triasic. Unele provin din ape puţin adânci, recifale, şi au pedunculul puternic (*Millericrinus* – Fig. 95-M, *Apiocrinus* – Fig. 95-F), altele provin din ape mai adânci şi au pedunculul fin (*Pentacrinus* – Fig. 95-G); apar şi forme libere, pelagice (*Saccocoma* – Fig. 95-N). Uneori, resturile crinoideelor sunt foarte numeroase şi au dus la formarea calcarelor cu entroce, cunoscute mai ales din Jurasicul mediu. Echinoideele sunt reprezentate prin Cidaroida (din subclasa Perischoechinoidea) şi euechinoidee (subclasa Euechinoidea). Cidaroidele se cunosc mai ales din preajma recifelor (*Cidaris* – Fig. 95-K-L, *Rhabdocidaris*). Euechinoideele sunt numeroase şi diferenţiate în forme endociclice, mai primitive, cu simetrie pentaradiară: Diadematoida (*Eodiadema*), Salenoida (*Acrosalenia*), Hemicidaroida (*Hemicidaris*), Phymosomatoidea (*Stomechinus*), Arbacioida (*Glypticus*) etc., şi primele forme exociclice, cu simetrie secundar bilaterală, cu pereţi subţiri, şi care trăiesc îngroapate în mâl: Holectypoida

(*Holectypus*), Cassiduloida (*Clypeus* – Fig. 95-I, *Pygurus, Echinobrissus*), Holasteroida (*Collyrites* – Fig. 95-H). Sunt semnalate şi unele asteroidee şi ofiuroidee, dar fără importanţă stratigrafică.

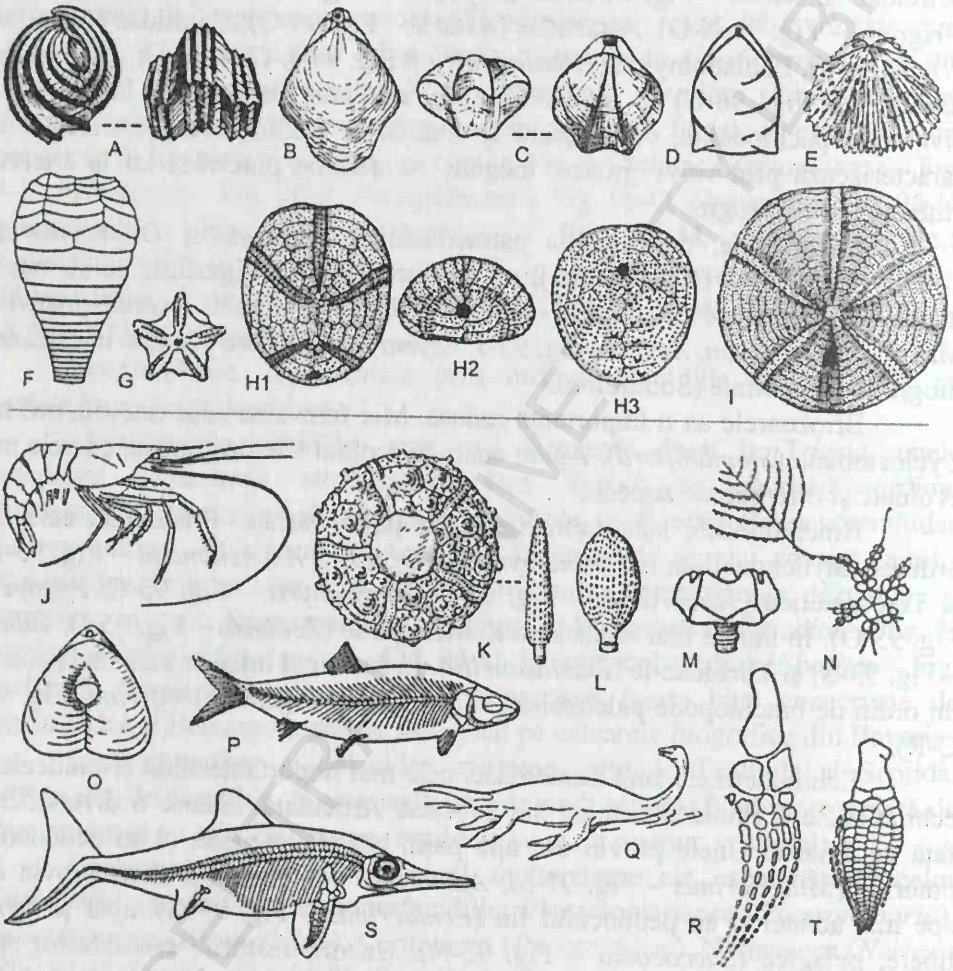


Fig. 95. Jurasic mediu. A – *Rhynchonella decorata*; B – *Terebratula phillipsi*; C – *Dictyothris coarctata*; D – *Zeilleria diagona*; E – *Acanthothyris spinosa*; F – *Apiocrinus parkinsoni*; G – *Pentacrinus dargniesi*; H - *Collyrites ellipticus*; I – *Clypeus ploti*; **Jurasic superior.** J – *Aeger tipularius*; K – *Cidaris (Paracidaris) florigemma*; L – *C. (Balanocidaris) glandifera*; M – *Millericrinus milleri*; N – *Saccocoma tenella*; O – *Pygope janitor*; P – *Leptolepis dubius*; Q – *Plesiosaurus sp.*; R – *Plesiosaurus sp.*, scheletul membrului anterior; S – *Ichthyosaurus (Stenopterygius) quadriscissus*; T – *I. (Eurypterygius) communis*, scheletul membrului anterior (A-C, E, H, I după N. Tătărâm, 1984; A, F, G, J-T după E. Saulea, 1967).

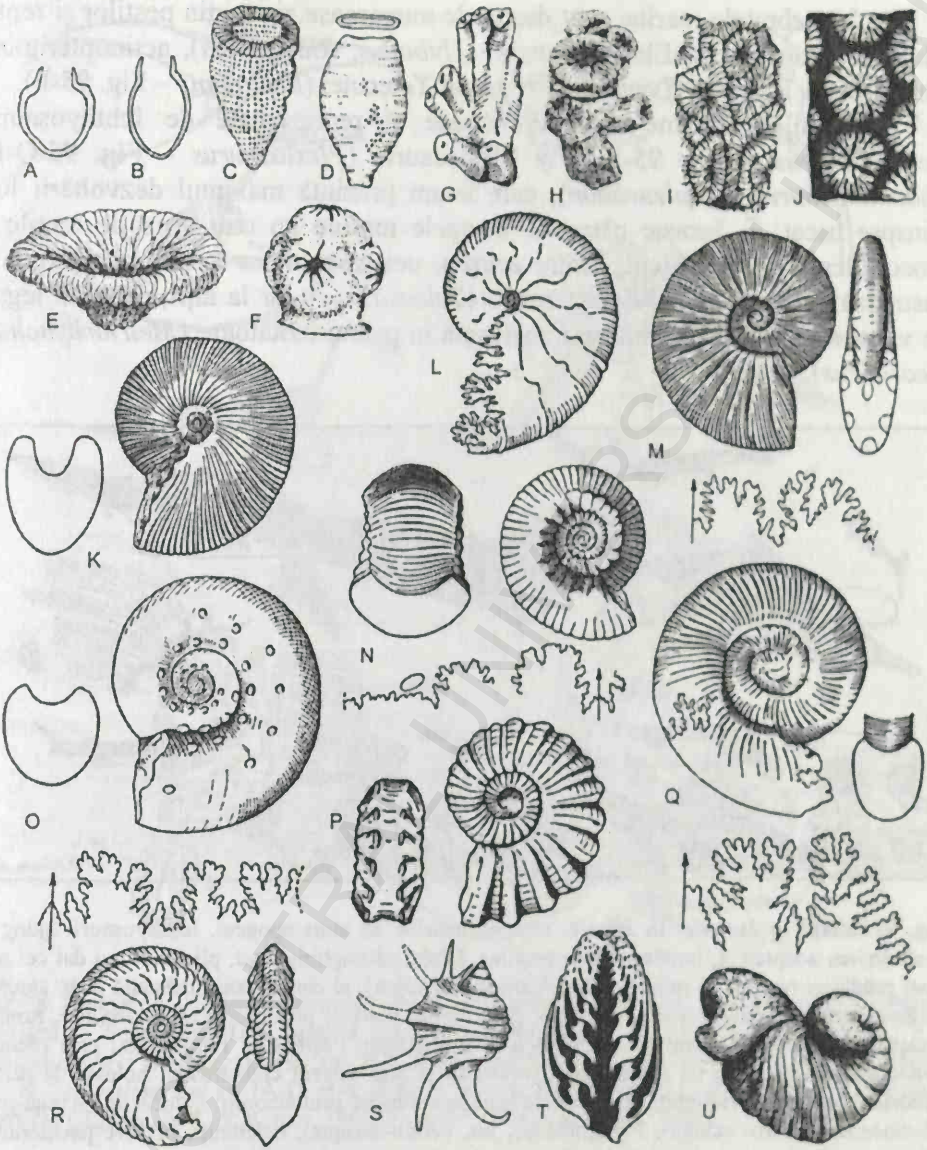


Fig. 96. Jurasic superior. A – *Calpionella alpina*; B – *Calpionella eliptica*; C – *Laocaetis paradoxa*; D – *Tremadictyon phylloideum*; E – *Cnemidiastrum rimulosum*; F – *Stellispongia sp.*; G – *Peronidella dumosa*; H – *Thecosmilia trichotoma*; I – *Latimeandria plicatum*; J – *Isastrea sp.*; K – *Macrocephalites macrocephalus*; L – *Oppelia (Streblites) tenuilobatus*; M – *Virgatites virgatus*; N – *Gravesia gravesiana*; O – *Aspidoceras acanthicus*; P – *Peltoceras (Epipeltoceras) bimammatum*; Q – *Perisphinctes (Arisphinctes) plicatilis*; R – *Cardioceras cordatum*; S – *Harpagodes oceani*; T – *Itieria cabaneti*; U – *Diceras arietinum* (A, B, D, G, I-T după E. Saulea, 1967; F după V. Barbu, 1968; C, E, H, U după N. Tătărâm, 1984).

Vertebratele marine sunt destul de numeroase şi aparţin peştilor şi reptilelor. Se cunosc peşti Elasmobranchii (*Hybodus, Rhinobatus*), actinopterigieni Chondrostei, Holostei (*Lepidotus*) şi primii Teleostei (*Leptolepis* – Fig. 95-P).

Reptilele marine sunt numeroase şi reprezentate de Ichthyosauria (*Ichthyosaurus* – Fig. 95-S-T) şi Plesiosauria (*Plesiosaurus* – Fig. 95-Q-R, *Thaumatosaurus, Liopleurodon*), care acum prezintă maximul dezvoltării lor. Dinspre uscat, în Jurasic pătrunde în apele marine un nou grup de reptile – crocodilienii mesosuchieni; dintre aceştia, cei care trăiau în preajma ţărmului păstrează structura membrului terestru (*Teleosaurus*), iar la alţii, profund legaţi de viaţa acvatică, membrele se transformă în palete înotătoare (*Metriorhynchus, Geosaurus*).

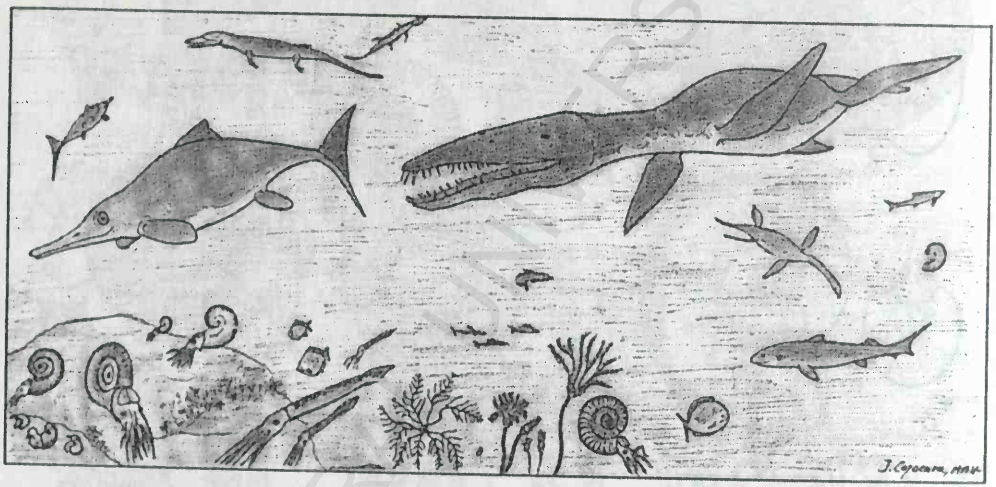


Fig. 97. Viaţa în Jurasic. În Jurasic, reptilele marine au atins apogeul. Ichthyosaurii ajung la desăvârşirea adaptativă, imitând forma peştilor. Dintre sauropterigyieni, pliosaurii au dat cei mai mari prădători marini. În imagine, *Liopleurodon* (dreapta), al cărui craniu măsoară 3 m, atacând ichthyosaurul *Ophthalmosaurus* (stânga). Alte reptile marine: plesiosauri (*Plesiosaurus*, fundal-dreapta) şi crocodili marini (*Metriorhynchus*, sus-stânga). Peştii sunt reprezentaţi prin rechinii hybodonţi, asemănători cu cei moderni (dreapta), şi prin diferiţi chondrostei, holostei şi primii teleostei. Dintre nevertebrate, cefalopodele sunt reprezentate prin amoniţi: *Lytoceras*, (stânga-jos), *Phylloceras* (centru- stânga), *Perisphinctes*, jos, centru-dreapta), belemniţi, bivalve pachiodonte (*Diceras*, stânga-margine), crinoidee (*Saccocoma*, *Apiocrinus*, jos-mijloc).

Domeniul continental. Fauna continentală se caracterizează prin dominaţia absolută a reptilelor.

Dintre artropode se cunosc numeroase grupe de insecte (efemeroptere, odonate, orthopteroide, coleopteroide, mecopteroide, hymenopteroide, hemipteroide etc.) şi unele ostracode de apă dulce.

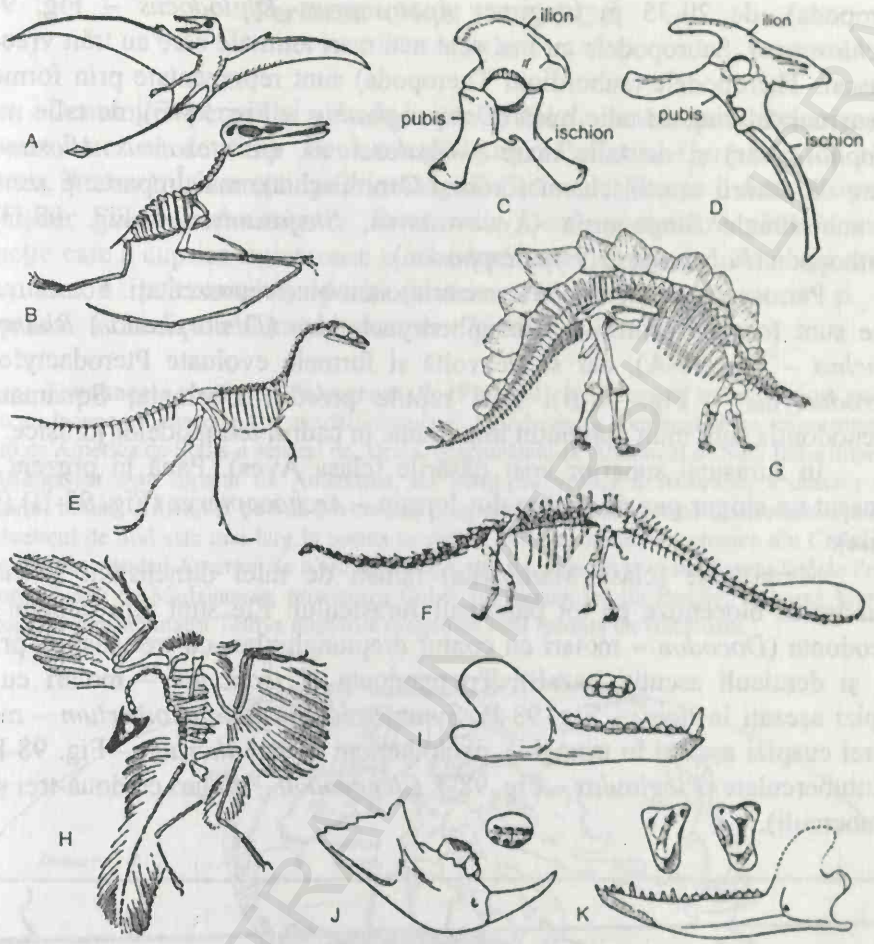


Fig. 98. Jurasic. A – *Rhamphorhynchus sp.*; B – *Pterodactylus sp.*; C-G – Dinosauria: C – centura pelviană la Saurischia; D – centura pelviană la Ornithischia; E – *Compsognathus sp.*; F – *Diplodocus sp.*; G – *Stegosaurus sp.*; H – *Archaeopteryx sp.*; I – *Triconodon sp.*; J – *Plagiaulax sp.*; K – *Amphitherium sp.* (A-D, H-K după E. Saulea, 1967; E după E. Buffetaut, 1993, G după Marsh şi Gilmore, în A. S. Romer, 1966; F după V. Storch şi colab., 2001).

Peştii Crosopterygii şi Dipnoi sunt rari. Mai numeroşi sunt actinopterigienii Chondrostei şi Holostei.

Amfibienii sunt rari şi reprezentaţi prin anure (Anura). Din Jurasicul superior se cunosc şi urodelele (Urodela – *Karaurus*).

Reptilele sunt numeroase şi dominate de dinosauri (saurischienii fiind mai numeroşi decât ornithischienii) (Fig. C-G). Dintre saurischieni (ordinul Saurischia), acum se întâlnesc cele mai mari sauropode (infraordinul

Sauropoda), de 20-35 m lungime: *Apatosaurus, Diplodocus* – Fig. 98-F, *Brachiosaurus*. Sauropodele au fost cele mai mari animale care au trăit vreodată pe uscat. Theropodele (subordinul Theropoda) sunt reprezentate prin forme de dimensiuni diferite: de talie mică (*Compsognathus* – Fig. 98-E), de talie medie (*Dilophosaurus*) şi de talie mare (*Megalosaurus, Ceratosaurus Allosaurus*). Dintre dinosaurii ornithischieni (ordinul Ornithischia), mai importanţi sunt cei din subordinele Stegosauria (*Kentrosaurus*, *Stegosaurus* – Fig. 98-G) şi Ornithopoda (*Fabrosaurus*, *Hypsilophodon*).

Pterosaurienii (ordinul Pterosauria) sunt bine reprezentaţi. Foarte numeroase sunt formele primitive Rhamphorhynchoidea (*Dimorphodon, Rhamphorhynchus* – Fig. 98-A), dar se dezvoltă şi formele evoluate Pterodactyloidea (*Pterodactylus* – Fig. 98-B). Alte reptile precum Chelonia, Squamata şi Sphenodontia sunt mult mai puţin importante în cadrul tetrapodelor jurasice.

În Jurasicul superior apar păsările (clasa Aves). Până în prezent este cunoscut un singur gen de pasăre din Jurasic – *Archaeopteryx* (Fig. 98-H) (Germania).

Mamiferele (clasa Mammalia) rămân de mici dimensiuni şi cu rol secundar în biocenoze pe tot parcursul Jurasicului. Ele sunt reprezentate prin Docodonta (*Docodon* – molari cu contur dreptunghiular, cu trei cuspizi principali şi denticuli ascuţiţi bazali), Triconodonta (*Triconodon* – molari cu trei cuspizi aşezaţi în linie, – Fig. 98-I), Symmetrodonta (*Spalacotherium* – molari cu trei cuspizi aşezaţi în triunghi), pantotherieni (*Amphitherium* – Fig. 98-K) şi multituberculate (*Plagiaulax* – Fig. 98-J, *Ctenacodon* – molari cu două-trei şiruri de tuberculi).

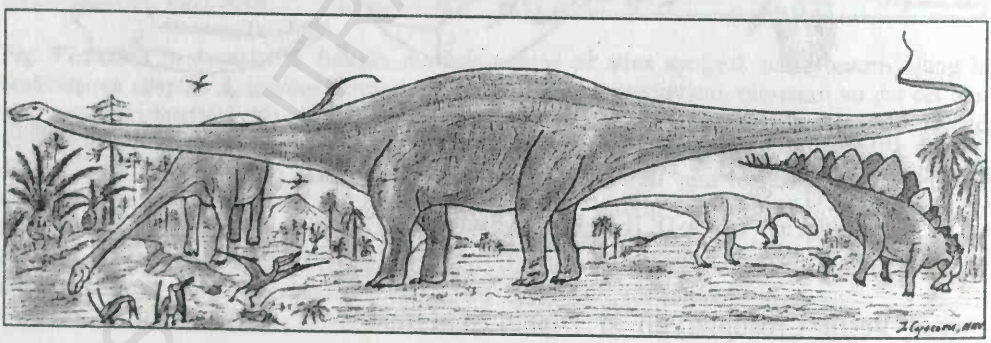


Fig. 99. Viaţa în Jurasic. Jurasicul a fost perioada de apogeu a dinosaurilor, mai ales saurischieni. Imaginea este dominată de doi indivizi de *Diplodocus* (30 m lungime). În fundal-dreapta, un *Allosaurus* atacă un individ de *Stegosaurus*, care ia postura de apărare cu coada. Dintre pterosauri, un grup de *Pterodactylus* (jos-stânga) şi *Rhamphorhynchus* (fundal-stânga). Vegetaţia este reprezentată prin bennettitale (*Cycadeoidea*, stânga-margine), conifere şi cycadale.

Perioada CRETACICĂ
(-142-65,5 m.a.)

Denumirea perioadei vine de la depozitele de cretă importante acumulate în acest interval de timp (în bazinele Anglo-Parizian, Germanic de nord, Polonez, Rusesc). În termeni paleontologici, Cretacicul începe o dată cu apariţia amoniţilor *Fauriella boissieri* şi *Berriasella jacobi* şi durează până la marea extincţie care a cuprins numeroase microorganisme planctonice, amoniţii, marea majoritate a belemniţilor, pachiodontele, inoceramii, dinosaurii şi alte organisme. Cretacicul a durat aproximativ 75 m.a.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 100). În Cretacicul inferior, acum aproape 140 m.a., începe a doua etapă a scindării Pangaeii. Gondwana a continuat să se fragmenteze pe măsură ce America de Sud s-a separat de Africa, deschizându-se Atlanticul de Sud; India împreună cu Madagascar s-au separat de Antarctida, iar marginea vestică a Australiei a deschis estul Oceanului Indian. Atlanticul de Sud s-a deschis progresiv, de la sud spre nord. Aceasta explică de ce Atlanticul de Sud este mai larg în partea sa sudică. Alte evenimente tectonice din Cretacic au fost: iniţierea separării Americii de Nord de Europa; rotaţia de la est la vest a Iberiei faţă de Franţa; separarea Indiei de Madagascar; provenirea Cubei şi Hispaniolei din Pacific; înălţarea Munţilor Stâncoşi. În geosinclinalul Tethys mişcările orogenice sunt însoţite de vulcanism.

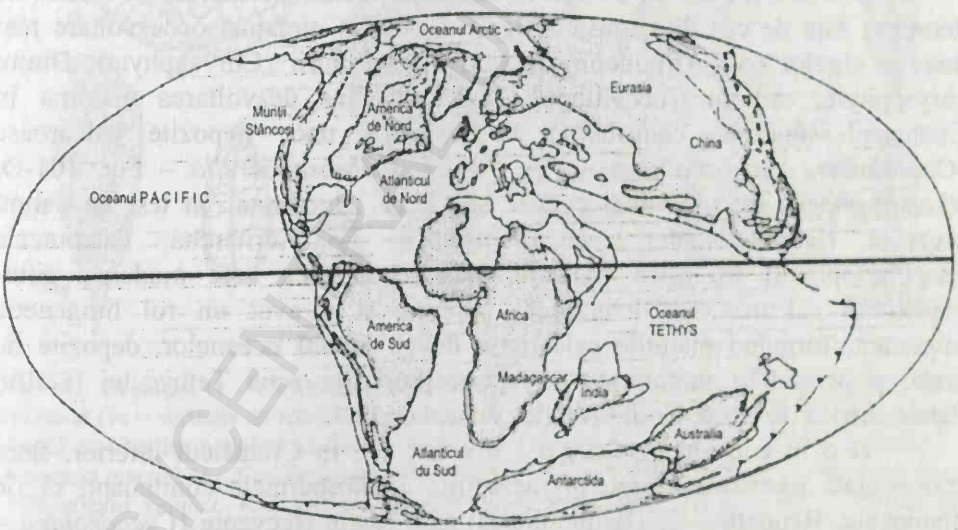


Fig. 100. Cretacic superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 94 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

La începutul Cretacicului superior (Cenomanian) are loc o puternică transgresiune marină. Din Cretacicul superior, configuraţia continentelor se schimbă considerabil. Prin retragerea apelor din partea de nord a Platformei Ruse şi a regiunilor vest-siberiene se conturează

prima dată continentul Eurasia. America de Nord se izolează față de Groenlanda și Europa. Se individualizează Atlanticul de Nord. În Emisfera Sudică se izolează uscaturile America de Sud, Africa, Madagascar, India, Australia și Antarctida. Atlanticul de Sud se deschide puternic, ajungând la lățimea de 3000 km. Cele două Americi sunt izolate una de alta. Mările epicontinentale au ocupat o mare întindere (Europa, Sahara, centrul Americii de Nord, Asia și alte regiuni), nivelul mării fiind cu 100-200 m mai ridicat decât este astăzi. Nivelul ridicat al mării s-a datorat, în parte, creării de noi rifturi în oceane, care au împins apa peste continente. Cretacicul a fost, de asemenea, o perioadă a expansiunii rapide a fundului oceanic.

Clima a variat în spațiu și timp, dar a fost mai caldă decât astăzi. Exista un climat tropical dovedit prin prezența depozitelor de bauxite, cărbuni, evaporite situate în Europa, America de Nord, Asia de Est. La nord și la sud de această zonă era o climă temperat-caldă. La nivel global, clima în Cretacic, ca și în Jurasic și Triasic, a fost mult mai caldă decât astăzi. Dinosaurii și palmierii au fost prezenți de la nord de Cercul Polar până în sudul Australiei și Antarctida. Acest climat blând a fost, în parte, datorat mărilor puțin adânci care au acoperit continentele. Apele calde din regiunile ecuatoriale au fost transportate spre nord, încălzind regiunile polare.

Viața în Cretacic

În Cretacic se continuă grupele de viețuitoare cunoscute în Jurasic.

Flora

Domeniul marin. În domeniul marin, flora prezintă o serie de deosebiri fața de cea din Jurasic. Algele, în declin, prezintă o dezvoltare mai mare a algelor roșii (Rhodophyta) și a algelor aurii (Chrysophyta). Dintre chrysophyte, ordinul Coccolithophoridales a atins dezvoltarea maximă în Cretacicul superior, contribuind la formarea unor depozite calcaroase (*Coccolithus, Neococcolithes* – Fig. 101-N, *Cribrosphaerella* – Fig. 101-O, *Rhabdosphaera* etc.). Se mai cunosc specii de Dinophyta, cu test de natură organică (*Stephodinium, Gymnodinium*), și de Acritarcha. Diatomeele (Bacillariophyta) formează asociații asemănătoare cu cele moderne. Fitoplanctonul calcaros s-a diversificat puternic și a avut un rol litogenetic important, formând mâlurile calcaroase de pe fundul oceanelor, depozite de cretă, și acumulări importante de hidrocarburi din zona Tethysului (Golful Persic, Africa de Nord, Golful Mexic, Venezuela).

Domeniul continental. În Cretacicul inferior, flora continentală păstrează caracterul mezofitic, gimnospermele continuând să fie dominante. Bennettitalele (Bennettitales) sunt foarte frecvente (*Cycadeoidea* – Fig. 101-C-D) dar, împreună cu nilssonialele (Nilssoniales) și caytonialele (Caytoniales), dispar în decursul Cretacicului. Celelalte grupe, Cycadales, Ginkoales (*Windwardia, Ginkgo*) și Coniferales (*Araucaria* – Fig. 101-F, *Sequoia* – Fig. 101-D-E, *Abies*, *Pityites*), au o importanță mai redusă față de Jurasic, dar supraviețuiesc în perioadele următoare. Pe lângă gimnosperme, se cunosc diferite pteridofite (Filicopsida – *Onychiopsis* – Fig. 101-A,

Palmoidopteris, Osmondalis), alge verzi Charophyta, şi angiosperme arborescente (*Salix, Populus, Ulmus, Platanus, Magnolia, Laurus* – Fig. 101-H).

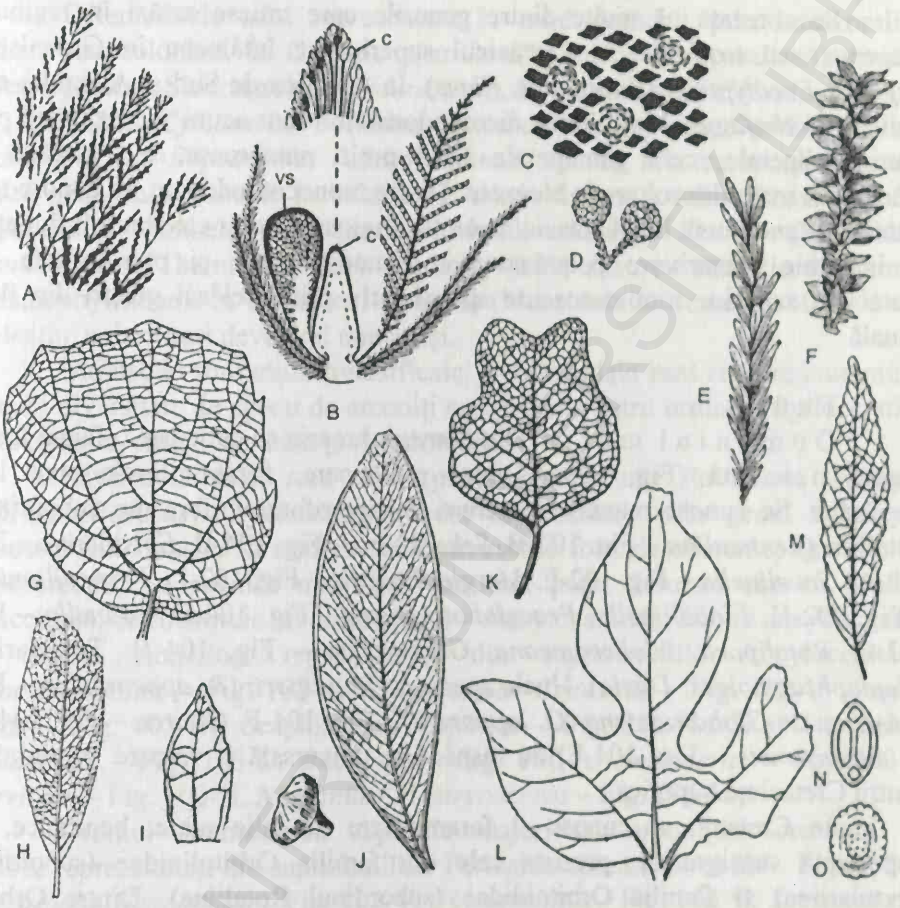


Fig. 101. Cretacic. A – *Onychiopsis mantelli*; B – *Cycadeoidea dakotensis*, secţiune în floare bisexuată (vs – verticile de sporofile mascule; c – con de sporofile femele); C – *C. marylandica*, trunchi cu cicatrice peţiolare şi inserţia florilor; D – *Sequoia ambigua*; E – *S. heterophylla*; F – *Araucaria toucasi*; G – *Credneria triacuminata*; H – *Laurus palaeocretacica*; I – *Myrica acuta*; J – *Eucalyptus geinitzi*; K – *Liriodendron meeki*; L – *Sassafras palevoyi*; M – *Dryophyllum subfalcatum*; N – *Neococcolithes lososnensis*; O – *Cribrosphaerella ehrenbergi* (A-E, G, I-O, după E. Saulea, 1967; F, H după N. Tătărâm, 1984).

În Cretacicul superior, flora continentală capătă un caracter neofitic, acum predominând angiospermele. Cele mai numeroase sunt dicotiledonatele care cuprind arbori cu frunze căzătoare. Unii amintesc de formele actuale de castan comestibil (*Dryophyllum* – Fig. 101-M) sau platan (*Credneria* – Fig. 101-

G); există şi genuri care persistă şi în flora actuală (*Fagus, Quercus, Castanea, Betula, Juglans, Eucalyptus* – Fig. 101-J, *Arctocarpus, Ficus, Sassafras* – Fig. 101-L, *Liriodendron* – Fig. 101-K, *Myrica* – Fig. 101-I).

Se constată că multe dintre genurile care trăiesc astăzi în regiunile temperate sau tropicale, în Cretacicul superior se întâlneau în Groenlanda (*Juglans, Eucalyptus, Arctocarpus, Ficus*). În America de Sud şi Australia este frecvent *Nothofagus*. Majoritatea dicotiledonatelor sunt acum reprezentate prin tipuri dialipetale, cele gamopetale fiind puţin numeroase, ele urmând să cunoască o mare dezvoltare în Neozoic. Dintre monocotiledonate, se cunosc unii palmieri (*Pandanus*). Din Cretacic, evoluţia angiospermelor este mult influenţată de insectele nectarivore polenizatoare. Gimnospermele şi pteridofitele din Cretacicul superior sunt cunoscute aproximativ prin aceleaşi genuri din flora actuală.

Fauna

Domeniul marin. Din domeniul marin se cunoaşte o faună foarte bogată şi variată (Fig. 106). Dintre protozoare, foraminiferele sunt larg răspândite. Se cunosc numeroase genuri de microforaminifere din subordinele Rotaliina (*Lenticulina* – Fig. 102-B, *Schackoina* – Fig. 104-B, *Epistomina* – Fig. 102-A, *Gavelinella* – Fig. 102-E, *Marginulinopsis* – Fig. 102-D, *Verneuilionides* – Fig. 102-H, *Flabellinella, Praeglobotruncana* – Fig. 104-D, *Ticinella* – Fig. 102-C, *Rotalipora, Globotruncana, Globigerina* – Fig. 104-J), Textulariina (*Haplophragmoides, Daxia*). Unele specii de *Rotalipora* (*R. appenninica* – Fig. 104-A) şi de *Globotruncana* (*G. lapparenti* – Fig. 104-F, *G. arca* – Fig. 104-G, *G. mayaroensis* – Fig. 104-E) au răspândire universală şi valoare stratigrafică pentru Cretacicul superior.

În Cretacic se cunosc şi foraminifere de talie mare, bentonice, cu importanţă stratigrafică, precum cele din familia Orbitolinidae (subordinul Textulariina) şi familia Orbitoididae (subordinul Rotaliina). Dintre Orbitolinidae, mai importante sunt speciile *Orbitolina conoidea* (Fig. 102-F), *O. lenticularis* (Fig. 102-G) (Cretacicul inferior), *O. concava* (Fig. 104-C) (din prima parte a Cretacicului superior). Talia acestor orbitoline creşte progresiv de la 2-5 mm în Cretacicul inferior, la 60 mm în Cretacicul superior (*Orbitolina*), la sfârşitul căruia dispar. În Cretacicul superior sunt frecvente genurile de Orbitoididae (*Orbitoides* – Fig. 104-I, *Omphalocyclus*).

Alte macroforaminifere, mai rare, sunt unele Milionina – Alveolinidae (*Praealveolina*) unele Textulariina – Spirocyclinidae (*Loftusia*) şi unele Rotaliina – Calcarinidae (*Siderolites* – Fig. 104-H).

Se mai cunosc radiolari (*Stylartus, Caryosphaera*) şi ciliate Tintinnina (*Calpionella, Tintinnopsella* – Fig. 102-I, *Calpionellopsis* etc.).

Spongierii sunt numeroşi, mai ales cei cu schelet silicios (*Ventriculites* – Fig. 104-L, *Siphonia* – Fig. 104-M, *Coeloptychium* – Fig. 104-K, *Verruculina, Jerea*), dar nu mai formează aglomerări cu aspect de recife ca cei din Jurasic.

Celenteratele sunt reprezentate în mod deosebit prin hexacoralieri, solitari sau coloniali. În Cretacic apar familii noi de hexacorali: Agariciidae (*Brachyphylla*), Siderastreidae (*Siderastrea*), Cyclolitidae (*Cyclolites* – Fig. 104-N), Fungiidae (*Cycloseris*), Poritidae (*Actinacis, Goniopora*), Dendrophylliidae (*Balanophyllia=Eupsammia, Palaeopsammia*) etc. La acestea se adaugă multe dintre genurile cunoscute în Triasic şi Jurasic dar cu specii noi: *Montlivaltia, Thecosmilia* (ambele din familia Montlivaltiidae), *Stylina* (Stylinidae), *Thamnasteria* (Thamnasteriidae), *Calamophyllia, Isastrea* (ambele din familia Calamophylliidae). În Cretacicul terminal (Maastrichtian) coralii coloniali sunt în declin, cei solitari devenind numeroşi.

Moluştele sunt mult diversificate. Cefalopodele sunt reprezentate printr-o mare diversitate de specii de amoniţi ce aparţin a patru ordine: Phylloceratida, Lytoceratida, Ancyloceratida şi Ammonitida.

Phylloceratidele sunt mai puţin reprezentate în fauna cretacică (*Holcophylloceras*). Lytoceratidele sunt reprezentate prin genul *Lytoceras*, cunoscut din Jurasic. În schimb sunt numeroase formele aberante, derivate din Lytoceratida, cu cochilii mai mult sau mai puţin derulate sau cu înrulare helicoidală, ce constituie un ordin aparte – Ancyloceratida. Dintre ancyloceratide se cunosc numeroşi reprezentanţi din suprafamiliile Ancyloceratacea (*Macroscaphites* – Fig. 103-A, *Crioceratites=Crioceras* – Fig. 102-U, *Ancyloceras* – Fig. 103-B), Scaphitacea (*Scaphites* – Fig. 105-H-I-J) şi Turrilitacea (*Hamulina* – Fig. 103-D, *Baculites* – Fig. 106-A, *Anisoceras* – Fig. 103-C, *Turrilites* – Fig. 103-H, *Nipponites, Bostrycoceras* – Fig. 105-M).

Ordinul Ammonitida cuprinde majoritatea amoniţilor cretacici. Se cunosc reprezentanţi din suprafamiliile Perisphinctacea (*Fauriella* – Fig. 102-R, *Berriasella, Neocomites* – Fig. 102-V, *Polyptychites* – Fig. 103-G, *Speetoniceras* – Fig. 102-S), Desmoceratacea (*Barremites* – Fig. 102-T, *Pachydiscus*), Hoplitacea, cu ornamentaţia simplificată, (*Hoplites* – Fig. 103-E, *Douvilleiceras* – Fig. 103-F), Acanthoceratacea (*Acanthoceras* – Fig. 105-G, *Romaniceras* – Fig. 105-K, *Mammites, Texanites* – Fig. 105-N, *Tissotia* – Fig. 105-L).

Apogeul amoniţilor este marcat nu numai prin numărul mare de specii, ci şi prin simplificarea liniei de sutură, care reproduce tipul ceratitic pe ultimele ture de spiră (*Tissotia*). De asemenea, se constată gigantismul unora dintre ele (*Mammites* – Fig. 105-P, *Pachydiscus* – Fig. 105-O). Astfel, cochilia la *Pachydiscus seppenradensis* din Cretacicul superior (Senonian inferior) măsoară 2,55 m în diametru. De la amoniţi se cunosc diverse tipuri de *Aptychus*, piese ce se crede că au servit ca opercule pentru închiderea cochiliei (Fig. 103-I-J).

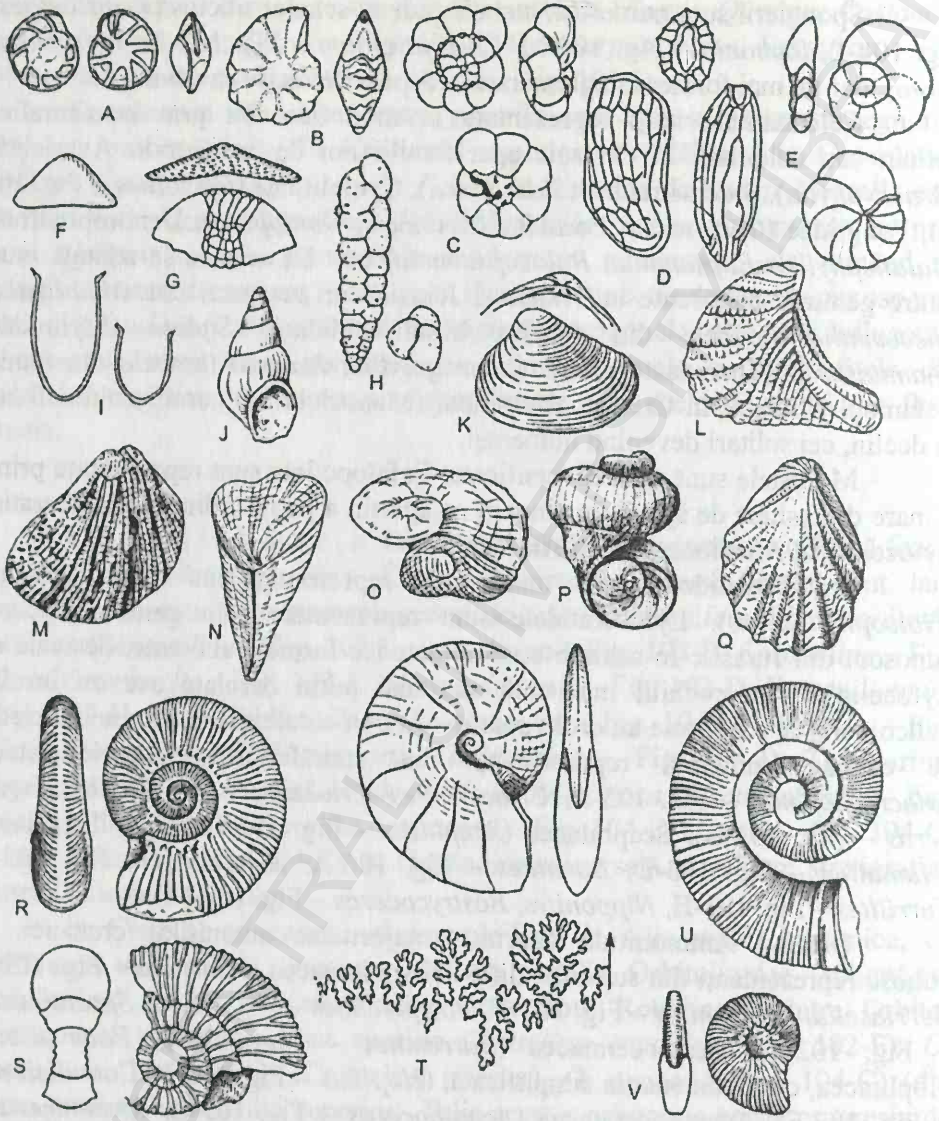


Fig. 102. Cretacic inferior. A – *Epistomina (Höglundina) caracolla*; B – *Lenticulina nodosa*; C – *Ticinella roberti*; D – *Marginulinopsis djaffensis*; E – *Gavelinella barremiana*; F – *Orbitolina conoidea*; G – *Orbitolina lenticularis*; H – *Verneuilinoides subfiliformis*; I – *Tintinnopsella carpathica*; J – *Viviparus fluviorum*; K – *Corbicula (=Cyrena) bronni*; L – *Trigonia alaeformis*; M – *Plicatula placunea*; N – *Monopleura trilobata*; O – *Toucasia carinata*; P – *Requienia ammonia*; Q – *Inoceramus sulcatus*; R – *Fauriella (=Berriasella) boissieri*; S – *Speetoniceras progrediens*; T – *Barremites difficile*; U – *Crioceratites duvali*; V – *Neocomites neocomiensis* (A-L, N, O, Q-V după E. Saulea, 1967; M, P după N. Tătărâm, 1984).

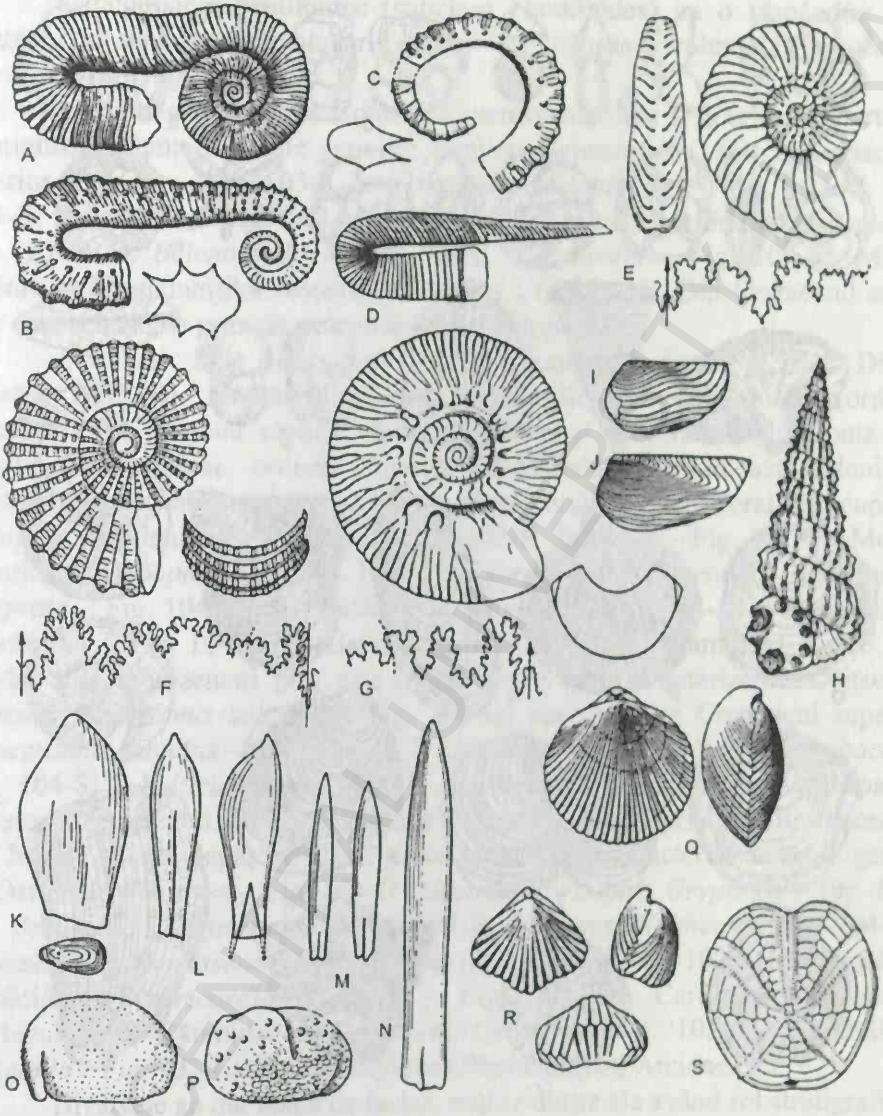


Fig. 103. Cretacic inferior. A – *Macroscaphites yvani*; B – *Ancyloceras matheroni*; C – *Anisoceras saussureanum*; D – *Hamulina subcylindrica*; E – *Hoplites dentatus*; F – *Douvilleiceras mammilatum*; G – *Polyptychites polyptychus*; H – *Turrilites catenatus*; I – *Aptychus (Lamellaptychus) didayi*; J – *Aptychus (Lamellaptychus) angulocostatus*; K – *Duvalia dilatata*; L – *D. lata*; M – *Neohibolites minimus*; N – *Oxyteuthis brunsvicensis*; O – *Cypridea valdensis*; P – *Bisulcocypris fittoni*; Q – *Peregrinella peregrina*; R – *Rhynchonella depressa*; S – *Toxaster retusus* (A-G, I-S H după după E. Saulea, 1967; N. Tătărâm, 1984).

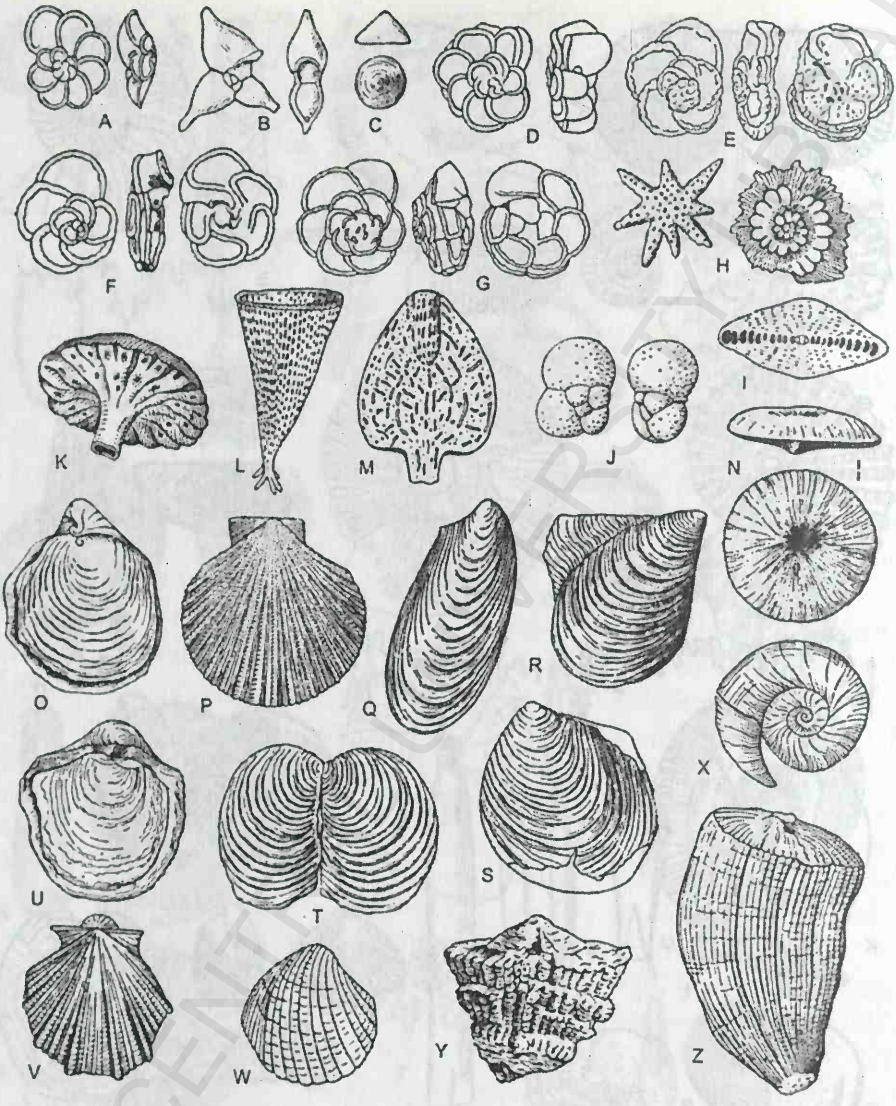


Fig. 104. Cretacic superior. A – *Rotalipora appenninica*; B – *Schackoina cenomana*; C – *Orbitolina concava*; D – *Praeglobotruncana helvetica*; E – *Globotruncana (Abathomphalus) mayaroensis*; F – *G. lapparenti*; G – *G. arca*; H – *Siderolites calcitrapoides*; I – *Orbitoides media*; J – *Globigerina triloculinoides*; K – *Coeloptychium agaricoides*; L – *Ventriculites striatus*; M – *Siphonia tulipa*; N – *Cyclolites (Cunnolites) corbariensis*; O – *Exogyra columba*; P – *Pecten (Aequipecten) asper*; Q – *Inoceramus labiatus*; R – *I. lamarcki*; S – *I. schloebachi*; T – *I. balticus*; U – *Gryphaea (Pycnodonta) vesicularis*; V – *Neithea quinquecostata*; W – *Cardita (Venericardita) beaumonti*; X – *Caprina adversa*; Y – *Radiolites angeoides*; Z – *Hippurites (Vaccinites) gosaviensis* (după E. Saulea, 1967).

Cefalopodele nautiloidee (subclasa Nautiloidea) au o răspândire mai restrânsă şi sunt reprezentate prin genuri cu cochilia involută (*Cymatoceras, Hercoglossa* – Fig. 105-Q).

Coleoideele (subclasa Coleoidea) sunt numeroase şi prezintă importanţă stratigrafică. Sunt frecvente genurile familiei Belemnitidae, atât în Cretacicul inferior (*Duvalia* – Fig. 103-K-L, *Acroteuthis, Neohibolites* – Fig. 103-M, Fig. 106-B; *Oxyteuthis* – Fig. 103-N) cât şi în Cretacicul superior (*Actinocamax* – Fig. 107-C-D, *Belemnitella* – Fig. 106-E, *Belemnella* – Fig. 107-F). Marea majoritate a belemniţilor dispare la sfârşitul Cretacicului. Din Cretacicul superior sunt semnalate primele octopode (*Palaeoctopus*).

Bivalvele, bine diversificate, au dat numeroase forme recifale. Dintre acestea sunt de semnalat mai multe familii de pachiodonte (ordinul Hippuritoida), care au realizat tipuri aberante, şi inoceramii (disodonte din familia Inoceramidae, ordinul Pteroida). Pachiodontele formează colonii în domeniul mesogean împreună cu coralii, algele roşii şi algele verzi. Ele cuprind familiile: Requieniidae (*Requienia* – Fig. 102-P, *Toucasia* – Fig. 102-O), Monopleuridae (*Monopleura* – Fig. 102-N), Caprotinidae (*Caprotina*), Caprinidae (*Caprina* – Fig. 104-X), Hippuritidae (*Hippurites* – Fig. 104-Z) şi Radiolitidae (*Radiolites* – Fig. 104-Y, *Sphaerulites*). Inoceramii (Inoceramidae), dintre pterioide, sunt reprezentaţi prin mai multe specii care caracterizează Cretacicul inferior (*Inoceramus sulcatus* – Fig. 102-Q) dar mai ales Cretacicul superior (*Inoceramus labiatus* – Fig. 104-Q, *I. lamarcki* – Fig. 104-R, *I. schloebachi* – Fig. 104-S, *I. balticus* – Fig. 104-T). Aceste două grupe de bivalve dispar la sfârşitul Cretacicului. Celelalte bivalve sunt reprezentate prin familii cunoscute din Jurasic şi care depăşesc limita Cretacicului. Sunt caracteristice unele genuri de Ostreidae (*Exogyra* – Fig. 104-O, *Alectryonia=Lopha, Gryphaea* – Fig. 104-U), Pectinidae (*Aequipecten* – Fig. 104-P, *Chlamys, Neithea* – Fig. 104-V), Dreisseniidae (*Dreissena*), Spondylidae (*Plicatula* – Fig. 102-M, *Spondylus*), Carditidae (*Venericardia, Cardita* – Fig. 104-W), Cardiidae (*Cardium*), Corbiculidae (=Cyrenidae – *Corbicula=Cyrena* – Fig. 102-K), Trigoniidae (*Trigonia* – Fig. 102-L), Pholadomyidae (*Pholadomya*), Arcidae etc.

Bivalvele au dat fosile de facies, puţine dintre ele având rol stratigrafic.

Gastropodele se diversifică, predominante fiind genurile holostome (*Nerinea* – Fig. 105-A-B, *Aptyxiella* – Fig. 105-C, *Glauconia* – Fig. 105-D, *Viviparus*); către mijlocul perioadei (din Albian) se înmulţesc genurile cu peristomul sifonostom. Cele mai multe genuri aparţin prosobranchiatelor din familiile Neritidae (*Neritina*), Turritellidae (*Turritella*), Trajanellidae (*Trajanella*), Cerithidae (*Campanile*), Naticidae (*Natica*), Aporrhaidae, Nerineidae, Fusidae etc. În mediile recifale, foarte frecvente au fost opistobranchiatele Actaeonellidae (*Actaeonella* – Fig. 105-E-F), care dispar la sfârşitul perioadei.

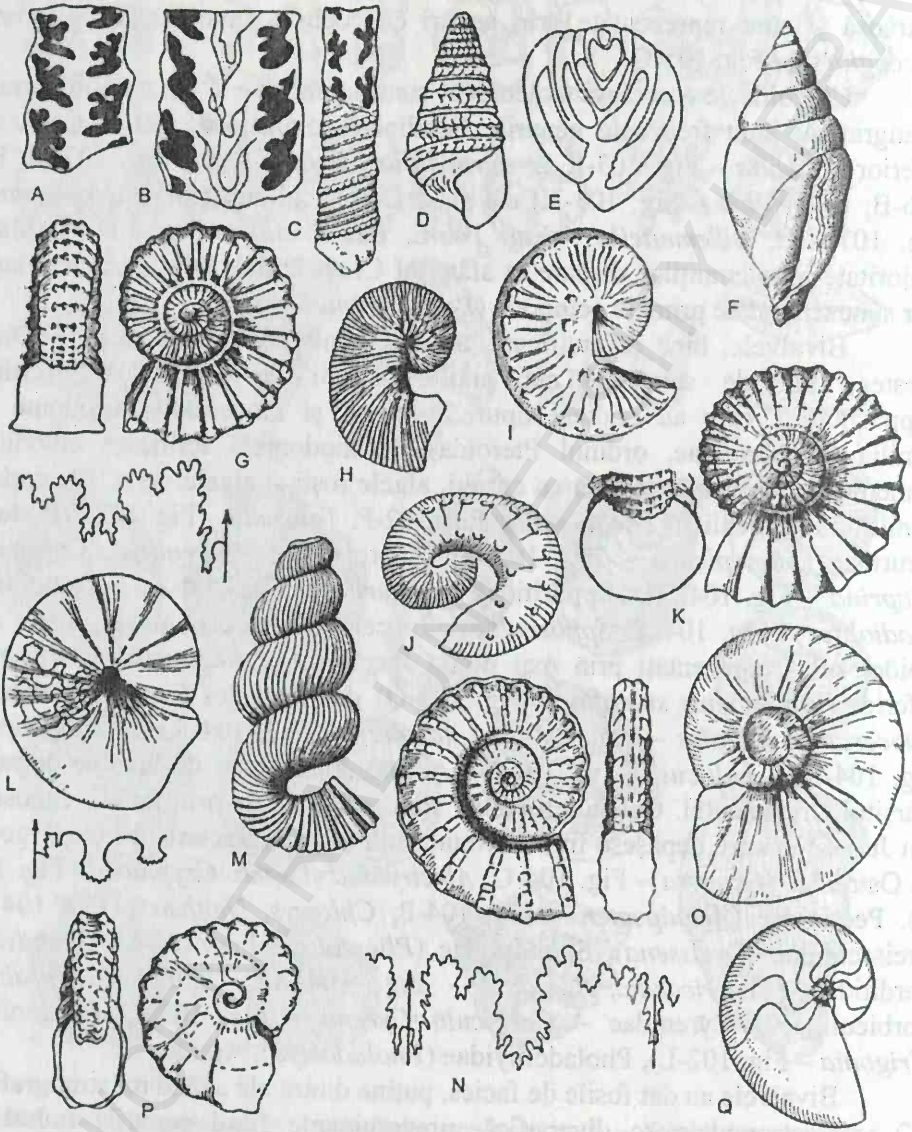


Fig. 105. Cretacic superior. A – *Nerinea incavata*; B – *N. (Simploptyx) nobilis*; C – *Aptyxiella (Acroptyxis) granulata*; D – *Glauconia strombiformis*; E – *Actaeonella gigantea*; F – *A. conica*; G – *Acanthoceras rothomagense*; H – *Scaphites geinitzi*; I – *S. (Holcoscaphites) constrictus*; J – *S. binodosus*; K – *Romaniceras deverianum*; L – *Tissotia tissoti*; M – *Bostrycoceras polyplocum*; N – *Texanites texanus*; O – *Pachydiscus neubergicus*; P – *Mammites nodosoides*; Q – *Hercoglossa danica* (după E. Saulea, 1967).

Artropodele, cu excepția unor crustacee ostracode (*Bairdia, Cytherella, Cythereis, Dumontina, Cypridea* – Fig. 103-O, *Bisulcocypris* – Fig. 103-P etc.), nu au importanță stratigrafică. Destul de bine reprezentate sunt unele malacostracee Brachyura (*Dromiopsis, Raninella, Coloxanthus*) și cirripede (*Loricula, Scalpellum*).

Briozoarele sunt frecvente, mai ales în Cretacicul superior. Apar genuri noi de Cyclostomata și de Cheilostomata (*Stamenocella* – Fig. 107-G, *Coscinopleura* – Fig. 107-H, *Rhiniopora* – Fig. 107-I). Ele nu prezintă importanță stratigrafică ci paleoecologică, oferind informații cu privire la adâncimea apelor.

Brachiopodele continuă să fie în regres. Ele sunt reprezentate prin Terebratulidae (*Pygope, Terebratulina* – Fig. 107-L, *Terebratula*), Rhynchonellidae (*Cyclothyris, Rhynchonella* – Fig. 103-R, *Peregrinella* – Fig. 103-Q), Terebratellidae (*Terebratella, Magas* – Fig. 107-J), Thecideidae (*Thecidea*) și Craniidae (*Crania* – Fig. 107-K).

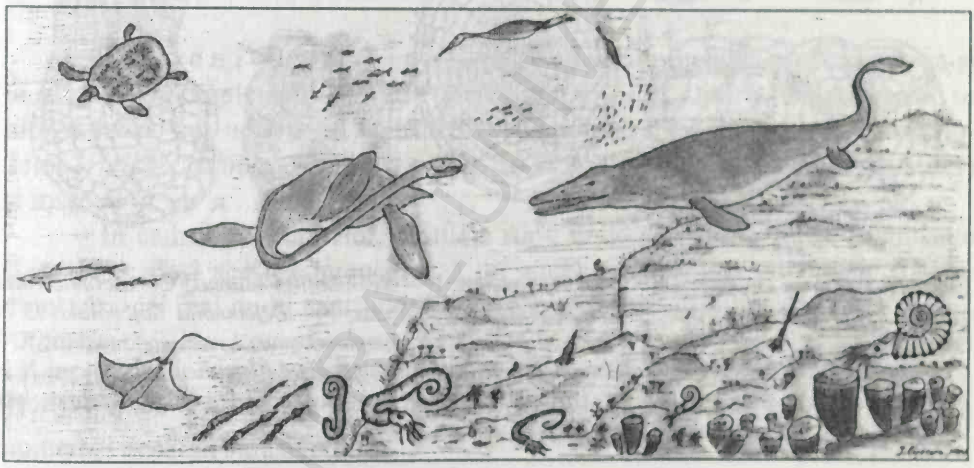


Fig. 106. Viața în Cretacic. În Cretacicul terminal, în mări își face apariția un nou grup de reptile prădătoare – mosasaurii. În imagine, mosasaurul *Plotosaurus*, de 12 m lungime (dreapta), confruntând un alt prădător, plesiosaurul *Elasmosaurus* (13 m lungime) (stânga). Chelonienii se adaptează și ei la viața marină și produc forme gigantice, precum *Archelon*, de 4 m lungime (fundal-stânga). Peștii sunt reprezentați prin rechini hybodonți (stânga-margine), alături de tipuri noi de rechini, Bathoidea, cu corpul comprimat dorso-ventral (stânga-jos). Păsările primitive, odontognate, au dat și forme scufundătoare (*Hesperornis*, sus), cu aripile atrofiate. Dintre nevertebrate, reprezentativi sunt amoniții (*Acanthoceras*, dreapta-margine), printre care apar tipuri cu cochilia mai mult sau mai puțin derulată (*Macroscaphites*, jos, centru-stânga; *Hamites*, jos, mijloc, prim-plan; *Baculites*, dreapta-fundal), sau înrulată trochospiral (*Turrilites*, mijloc-fundal). Belemniții sunt numeroși (jos-stânga). Dintre bivalvele recifale, deosebite sunt pachiodontele *Hippurites*, cu valva dreaptă conică servind la fixare și valva stângă în formă de capac (prim-plan dreapta).

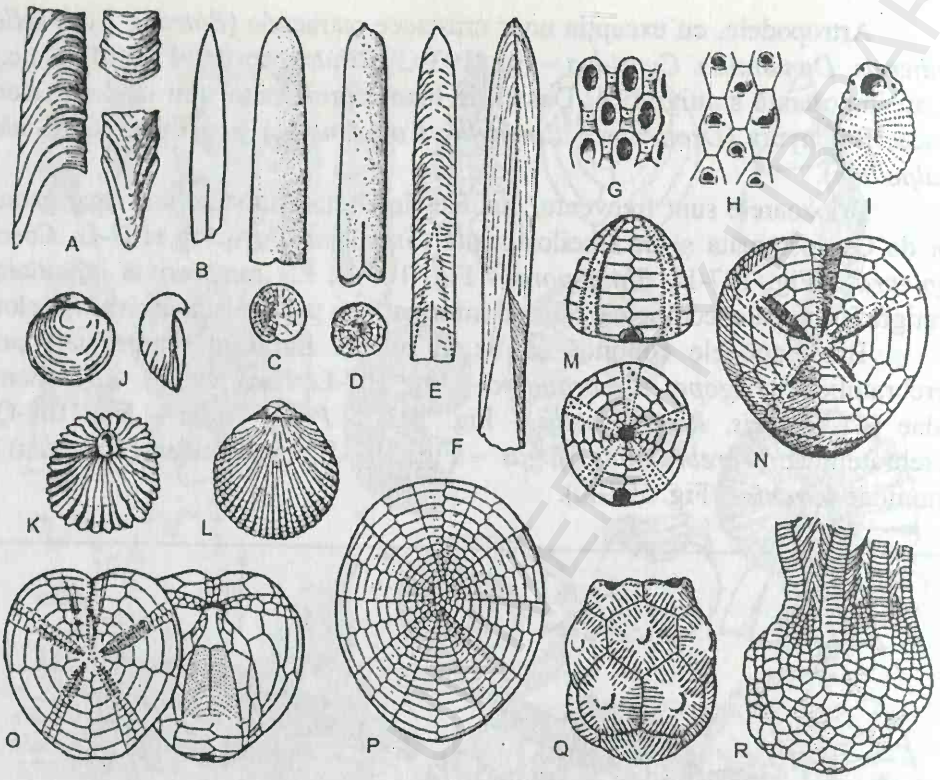


Fig. 107. Cretacic superior. A – *Baculites anceps*; B – *Neohibolites ultimus*; C – *Actinocamax granulatus*; D – *A. quadratus*; E – *Belemnitella mucronata*; F – *Belemnella lanceolata*; G – *Stamenocella cuvieri*; H – *Coscinopleura elegans*; I – *Rhiniopora cacus*; J – *Magas pumilus*; K – *Crania ignabergensis*; L – *Terebratulina gracilis*; M – *Echinoconus (Conulus) subconicus*; N – *Micraster cortestudinarium*; O – *M. coranguinum*; P – *Echinocorys vulgaris*; Q – *Marsupites testudinarius*; R – *Uintacrinus socialis* (după E. Saulea, 1967).

Echinodermele sunt variate. Importanță stratigrafică au echinoideele, reprezentate prin forme endociclice, prezente în faciesuri calcaroase: Cidaroida (*Cidaris, Tetracidaris*), Phymosomatoida (*Phymosoma*), Hemicidaroida (*Salenia, Heterodiadema*), şi exociclice, care au o mare dezvoltare: Holectypoida (*Echinoconus (=Conulus)* – Fig. 107-M, *Galerites, Pyrina, Discoidea*), Clypeasteroida (*Echinocyamus*), Cassiduloida (*Archiacia, Cassidulus*), Holasteroida (*Echinocorys* – Fig. 107-P, *Holaster*) şi mai ales Spatangoida (*Toxaster* – Fig. 103-S, *Heteraster, Micraster* – Fig. 107-N-O).

Echinoideele exociclice trăiau în ape calde, afundându-se, parțial sau total, în substratul mâlos. Ele sunt prezente în marne, calcare marnoase sau în crete. Crinoideele, reprezentate prin subclasa Articulata, sunt într-un regres

continuu. Se cunosc forme pedunculate (*Pentacrinus, Torynocrinus*) şi forme pelagice, lipsite de peduncul (*Marsupites* – Fig. 107-Q, *Uintacrinus* – Fig. 107-R). Asteroideele sunt reprezentate prin genuri noi.

Vertebratele marine sunt reprezentate prin peşti şi reptile. Peştii elasmobranchii se diversifică mult (*Corax, Lamna, Squalus* – Fig. 108-D, *Carcharodon, Sclerorhynchus, Rhinobatus* – Fig. 108-E, *Ptychodus* – Fig. 108-C etc.). Dintre actinopterigieni, în Cretacicul inferior sunt frecvenţi holosteii (*Lepidotus, Gyrodus, Coelodus*), iar din Cretacicul superior încep să predomine teleosteii (*Clupea, Beryx* – Fig. 108-B, *Portheus* – Fig. 108-A, *Holcolepis*).

Reptilele cuprind ultimii reprezentanţi ai ichthyosaurilor (*Ophtahalmosaurus* – Fig. 108-F) şi plesiosaurilor (*Elasmosaurus, Hydrotherosaurus* – Fig. 108-H, *Kronosaurus*). În Cretacic se adaptează la viaţa marină unii chelonieni (*Archelon* – Fig. 108-G) şi unii lacertilieni – mosasaurii (apropiaţi de varanii actuali), care dispar la sfârşitul perioadei (*Mosasaurus, Tylosaurus* – Fig. 108-I, *Clidastes*).

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. Fauna continentală este variată, ca şi în Jurasic, completându-se cu unele grupe noi. Dintre nevertebrate se înregistrează noi apariţii în cadrul bivalvelor (*Desertella foureaui*), gastropodelor (*Helix, Lychnus, Viviparus* – Fig. 102-J, ultimul cunoscut din Carbonifer) şi insectelor.

În cadrul vertebratelor, reptilele sunt, în continuare, formele dominante (Fig. 109), deşi acestea înregistrează un anumit regres faţă de Jurasic. Dintre dinosauri, cei mai mulţi aparţin ordinului Ornithischia: ornithopode (*Iguanodon, Anatosaurus, Parasaurolophus* – Fig. 108-M, *Corythosaurus* etc.), ankilosauri (*Ankilosaurus*), ceratopsieni (*Protoceratops, Monoclonius, Styracosaurus, Triceratops* – Fig. 108-N etc.) şi stegosauri, aceştia din urmă fiind mai puţin numeroşi decât în Jurasic.

Din ordinul Saurischia, majoritatea sauropodelor au dimensiuni mai reduse decât cele din Jurasic (*Titanosaurus*) dar, în America de Sud, au continuat să existe sauropode gigantice (*Argentinosaurus*).

Theropodele sunt reprezentate prin cele mai puternice animale de pradă care au trăi vreodată pe uscat: *Tyrannosaurus* – Fig. 108-K, *Tarbosaurus, Giganotosaurus, Carcharodontosaurus, Megaraptor*. Theropodele de dimensiuni mici şi mijlocii sunt reprezentate prin numeroase genuri precum *Deinonychus, Velociraptor, Struthiomimus* – Fig. 108-L etc.

Pterosaurienii cretacici ating cele mai mari dimensiuni – *Pteranodon* (Fig. 108-J) (8 m anvergură) şi *Quetzalcoatlus* (peste 12 m). Crocodilienii, mai apropiaţi de tipurile actuale, ating dimensiuni de până la 15 m lungime (*Deinosuchus*).

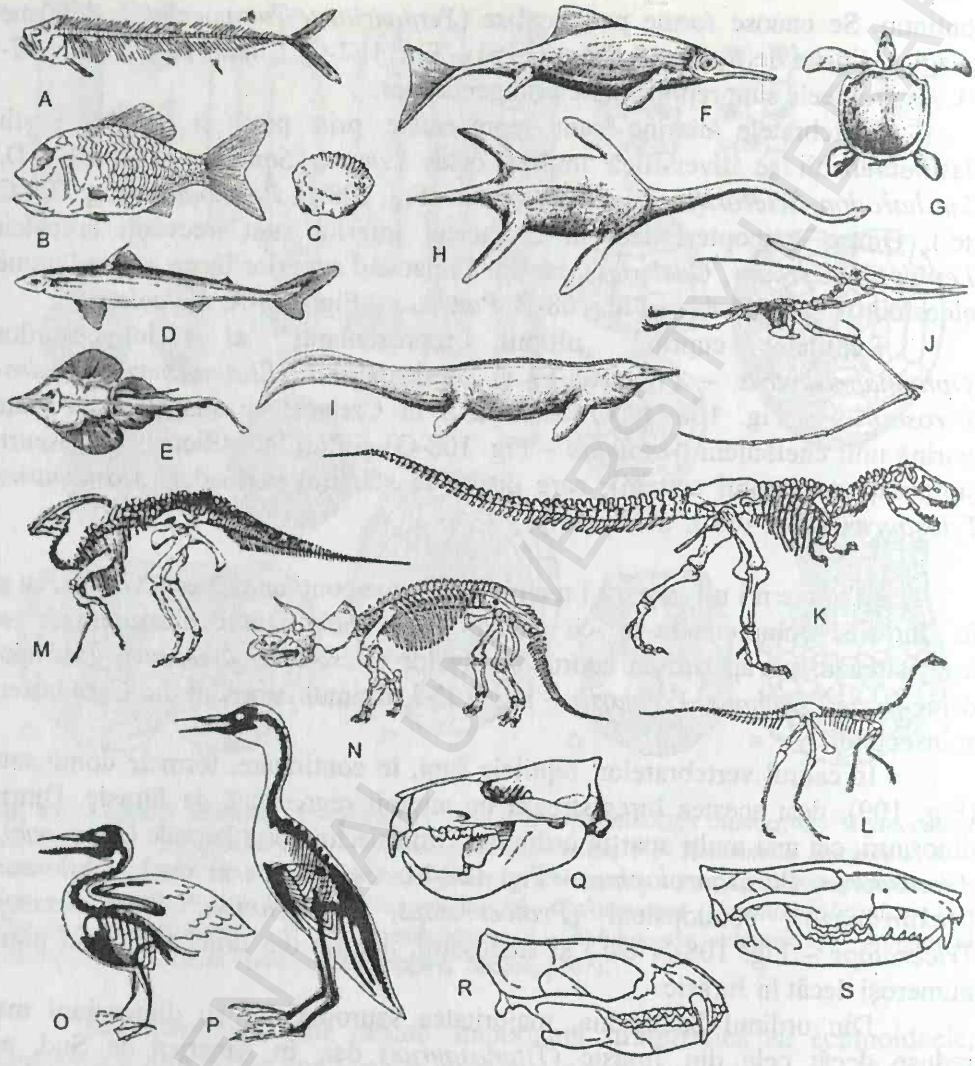


Fig. 108. Cretacic superior. A – *Portheus coronii*; B – *Beryx zyppei*; C – *Ptychodus sp.*; D – *Squalus sp.*; E – *Rhinobatus sp.*; F – *Ophthalmosaurus sp.*; G – *Archelon sp.*; H – *Hydrotherosaurus sp.*; I – *Tylosaurus sp.*; J – *Pteranodon sp.*; K – *Tyrannosaurus sp.*; L – *Struthiomimus sp.*; M – *Parasaurolophus sp.*; N – *Triceratops sp.*; O – *Ichthyornis sp.*; P – *Hesperornis sp.*; Q – *Ptilodus montanus*; R – *Deltatheridium pretrituberculare*; S – *Zalambdalestes lechei* (A-C, O-Q, S după E. Saulea, 1967; D-I după D. Patrulius, 1971; D după V. H. Pough, 1996; K după Osborn, 1916, modificat; L după Russell, 1972; M după V. Storch și colab, 2001; N după Stahl, 1974).

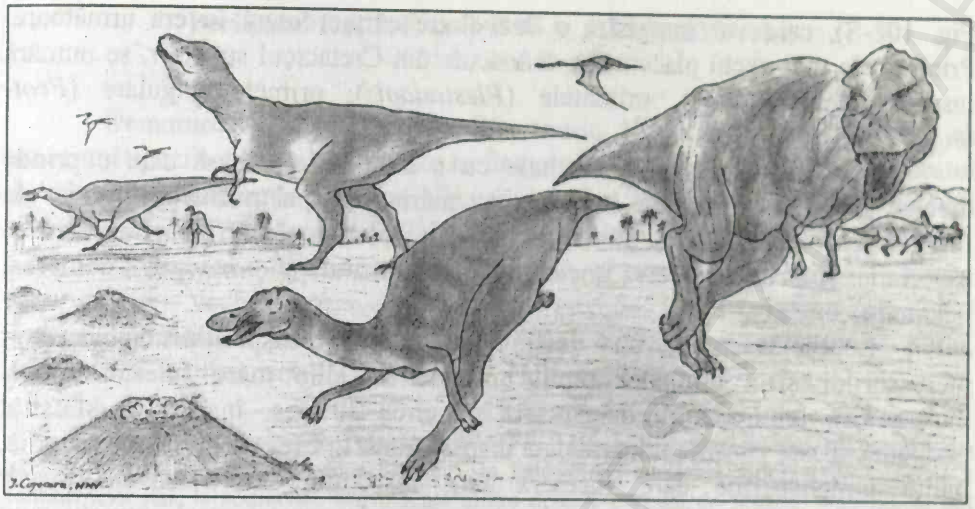


Fig. 109. Viața în Cretacic. Scenă de acum 66 de milioane de ani (America de Nord), când au trăit cei mai mari carnivori ai uscatului. Doi tiranosauri (*Tyrannosaurus*, 14 m lungime) surprind un grup de hadrosauri *Maiasaura* în zona lor de cuibărit; cuiburile aveau aproximativ 3 m diametru. Panica pătrunde în toate animalele din jur – un grup de *Triceratops* (fundal-drapta). În zbor, pterosauri de talie mare, edentați și fără coadă: *Ornithocheirus* (mijloc) și *Quetzalcoatlus* (fundal stânga), cu anverguri ale aripilor de 8-10 m, respectiv 12 m.

Lepidosaurienii sunt reprezentați prin sfenodontide, lacertilieni și ofidieni, ultimii apărând în această perioadă (*Pachyrachis*). Dintre reptilele adaptate la viața acvatică este semnalat acum ordinul Choristodera (*Champsosaurus*). Champsosaurii au dimensiunile și aspectul crocodililor, dar afinitățile lor filogenetice sunt încă incerte (se consideră că se apropie de lepidosauromorfe); ei dispar în Eocen.

Păsări cretacice au fost descoperite pe mai multe continente: America de Nord (*Ichthyornis* – Fig. 108-O, *Hesperornis* – Fig. 108-P), Europa (*Elopteryx, Eoalulavis*), China (*Confuciusornis*), Madagascar (*Rahonavis*). Multe dintre păsările cretacice prezintă dinți pe maxilare, și vertebre codale neincluse într-un pigostil (*Ichthyornis, Hesperornis* etc.). Din Cretacicul superior se cunosc reprezentanți ai unor ordine moderne de păsări (Charadriiformes și posibil Anseriformes, Gaviiformes, Procelariiformes).

Mamiferele sunt mai variate și mai numeroase decât în Jurasic, dar de talie tot mică. În prima jumătate a perioadei persistă triconodontele, symetrodontele, pantoterienii și multituberculatele; tot acum apar și marsupialele, în America de Nord. În Cretacicul superior se continuă multituberculatele (*Ptilodus* – Fig. 108-Q), therieni arhaici (*Deltatheridium* – Fig. 108-R), marsupialele și apar eutherienii (placentarele – *Zalambdalestes* –

Fig. 108-S), care vor înregistra o dezvoltare extraordinară în era următoare. Printre cele mai vechi placentare, cunoscute din Cretacicul superior, se numără insectivorele (*Batodon*), primatele (*Plesiadapis*), primele ungulate (*Prot-ungulatum*).

Perioada Cretacică se încheie cu o extincție în masă care cuprinde diverse grupe de organisme, terestre sau marine. Dispar numeroase grupe de foraminifere (orbitolinele), dintre bivalve, pachiodontele (*Hippurites* etc.) și inoceramii (*Inoceramus*) etc., unele gastropode recifale (*Actaeonella*), numeroși belemniți.

Reptilele suferă un declin radical prin dispariția dinosaurilor, pterosaurilor și a ultimelor reptile marine de talie mare (plesiosaurii și mosasaurii). Ichthyosaurii dispăruseră cu circa 20 m.a. înainte de sfârșitul perioadei. Toate păsările odontognate dispar acum. În ceea ce privește vegetația, multe gimnosperme care fuseseră larg răspândite în Mesozoic dispar (bennettitale, nilssoniale, caytoniale etc.). Cauzele acestei mari extincții sunt încă dezbătute, dar o mare importanță a câștigat ipoteza impactului Terrei cu un asteroid.

În urma acestei mari extincții structura biocenozelor s-a schimbat considerabil. Alte grupe, cum sunt angiospermele, unele foraminifere, gastropodele, echinoideele, teleosteenii, păsările Neornithes și mamiferele placentare, vor trece în era următoare și se vor dezvolta prodigios.

Era NEOZOICĂ
(-65,5 m.a. – Actual)

Numită și „era vieții noi" (gr. *neo* – nou; *zoikos* – de viață), Neozoicul începe după marea extincție de la sfârșitul Cretacicului, de acum 65,5 m.a., și durează până în prezent. Această eră, supranumită „era mamiferelor", mai este numită și „Cenozoic" (respectiv „Cainozoic") (gr. *kainos* – actual, nou; *zoikos* – de viață). Neozoicul cuprinde trei perioade: Paleogen, Neogen și Cuaternar, primele două perioade reprezentând fosta eră Terțiară.

În unele lucrări recente (Haq *et al.*, 1999; Remane *et al.*, 2000), Era Neozoică este împărțită în numai două perioade – Paleogen și Neogen, Cuaternarul, care cuprinde ultimele două epoci ale Neozoicului, fiind subordonat Neogenului.

Perioada P A L E O G E N Ă (Terțiarul Vechi)
(-65,5 – 23,8 m.a.)

Denumirea acestei perioade (Naumann, 1866) se referă la faptul că procentul speciilor actuale existente în fauna acestui interval de timp este destul de mic (prin comparație cu fauna Neogenului care conține specii actuale într-un procent mai mare). În linii mari, Paleogenul este timpul în care au trăit numuliții.

Paleogenul a durat aproximativ 41 m.a. și cuprinde trei epoci: Paleocen (gr. *palaios* – vechi; *kainos* – actual, nou) (-65,5–55 m.a.), Eocen (gr. *eos* – devreme; *kainos* – actual, nou) (-55–33,7 m.a.) și Oligocen (gr. *oligos* – puțin, mic; *kainos* – actual, nou) (-33,7–23,8 m.a.).

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 110). În Neozoicul inferior s-a desfășurat a treia și ultima etapă de scindare a Pangaeii. În Paleogen a continuat procesul de dispersie a continentelor dar, la contactele convergente dintre diverse porțiuni de scoarță, s-au ridicat noi structuri muntoase. Europa se desparte de Groenlanda prin deschiderea Atlanticului de Nord. America de Nord și Eurasia sunt legate temporar prin punți în zona strâmtorii Behring. În Paleogenul inferior, America de Nord și America de Sud sunt legate temporar, prin regiunea Caraibilor, fapt care a permis migrarea unor mamifere între cele două Americi. Arabia era încă atașată la Africa. O mare parte din Africa de Nord era acoperită de mări epicontinentale (Marea Transsaharianã care lega Oceanul Indian de Oceanul Atlantic). India a intrat în coliziune cu Asia, eveniment cu care partea estică a Tethysului (Neotethys) s-a închis. Bazinul format la sud de India prin deplasarea acesteia spre nord este actualul Ocean Indian. În Eocenul superior, Australia se separă definitiv de Antarctida, deplasându-se spre nord.

Deși în Neozoic s-au deschis mai multe oceane noi, ultimii 65,5 m.a. sunt mai bine caracterizați prin intense coliziuni continentale. Cea mai importantă dintre acestea a fost coliziunea dintre India și Eurasia, care a început acum aproximativ 50 m.a. În timpul Cretacicului superior, India s-a apropiat de Eurasia cu o viteză medie de 15-20 cm/an – valoare record pentru plăcile tectonice. După ce a intrat în coliziune cu arcurile insulare marginale, în Cretacicul superior, partea nordică a Indiei a început să se subducă sub Eurasia, înălțând platoul Tibetan. Un fapt interesant este că Asia, și nu India, a suportat majoritatea deformărilor asociate cu această coliziune. Aceasta deoarece India este o piesă solidă a litosferei continentale ce călătorește pe o placă de litosferă oceanică mai dură. Asia, pe de altă parte, este un ansamblu vast de fragmente continentale. Zonele de coliziune sau suturile dintre aceste fragmente sunt încă ușor de reactivat. Pe măsură ce India a presat asupra Asiei, aceste fragmente au fost înghesuite spre nord și est după fracturi ce constituie azi focare de cutremure.

Coliziunea Indiei cu Asia este doar una dintr-o serie de coliziuni continentale care au închis marele ocean Tethys. De la vest la est, aceste coliziuni continent-continent au fost: Spania cu Franța, formând munții Pirinei; Italia cu Franța, Elveția și Austria, formând Alpii, Grecia și Turcia cu Balcanii formând munții Elenici și Dinarici, Arabia cu Iran, formând munții Zagros, India cu Asia, formând Himalaya, și cea mai tânără – Australia cu Indonezia.

Ca urmare a coliziunilor, în Paleogen, mișcările orogenice sunt accentuate. Continuă să se ridice sistemul de munți Alpino-Carpato-Himalayan (orogeneza alpină), Atlas, Cordilieri, Anzi, munții din zona Pacifică a Asiei până în Noua Zeelandă. Aceste cutări sunt însoțite de intense fenomene vulcanice și puternice mișcări epirogenice cu urmările lor – transgresiuni și regresiuni marine.

B.C.U. M. EMINESCU IAȘI

În Europa au loc scufundări puternice ale scoarței terestre care formează Bazinul Transilvaniei, Grabenul Rinului etc. Tot acum, începe formarea munților vulcanici din vestul Carpaților Orientali. În bazinele Mării Nordului și Mediteranei au avut loc două transgresiuni marine, una în Eocen și alta în Oligocen, care au dus la formarea de mări epicontinentale în care s-au acumulat depozite eocene și oligocene.

Clima. În Paleogen clima a fost în general caldă, cu unele accente de răcire la începutul Paleocenului și în a doua parte a Eocenului, și o reîncălzire accentuată la sfârșitul Oligocenului. Dispoziția zonală a florei și faunei duce la concluzia că în timpul Paleogenului au existat zone climatice: o zonă tropicală, o zonă temperat caldă, și o zonă temperat rece.

Zona climatului tropical și subtropical, umed, s-a întins până la latitudini mijlocii, ocupând mari suprafețe din America, Europa, Africa și Asia. În aceste condiții s-a dezvoltat o floră cu palmieri, s-au format depozite de cărbuni, depozite calcaroaase (cu foraminifere mari, corali, moluște, echinide).

Zona temperat caldă a cuprins partea centrală a Americii de Nord, Europei și Asiei.

Zona temperat rece s-a extins la nord de paralela de 53°N, fiind caracterizată de un climat boreal în care nu s-au dezvoltat foraminiferele mari și coralii.

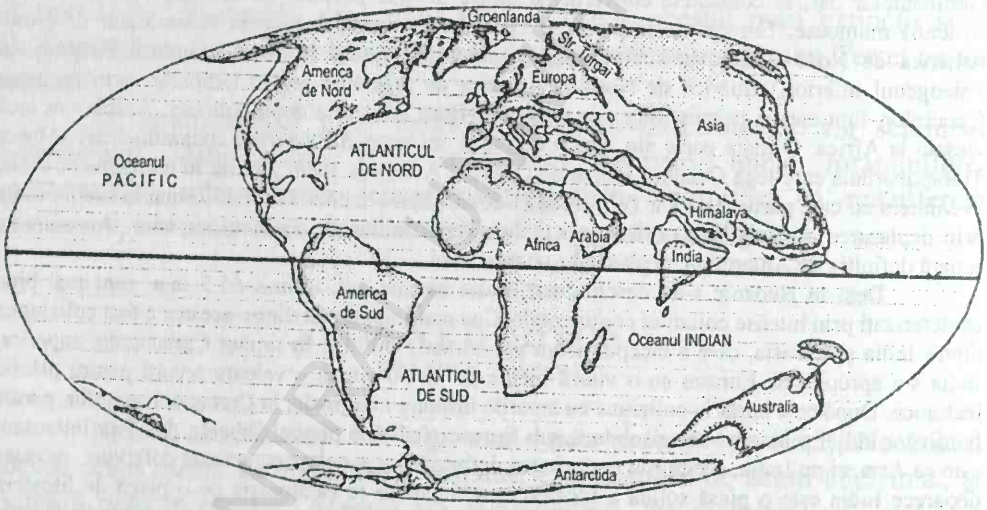


Fig. 110. Eocen mediu. Reconstituire paleogeografică pentru acum 50,2 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viața în Paleogen

După marea extincție de la sfârșitul Cretacicului, viața capătă noi trăsături: reptilele pierd definitiv rolul dominant în toate mediile, iar angiospermele, mamiferele și păsările cunosc o dezvoltare explozivă.

Flora

Domeniul marin. În domeniul marin, flora este reprezentată mai ales prin alge roșii Corallinaceae, alge verzi Codiaceae și Dasycladaceae, și alge

aurii Coccolithophoridales. Fitoplanctonul calcaros, după declinul accentuat de la sfârşitul Cretacicului, cunoaşte o puternică diversificare.

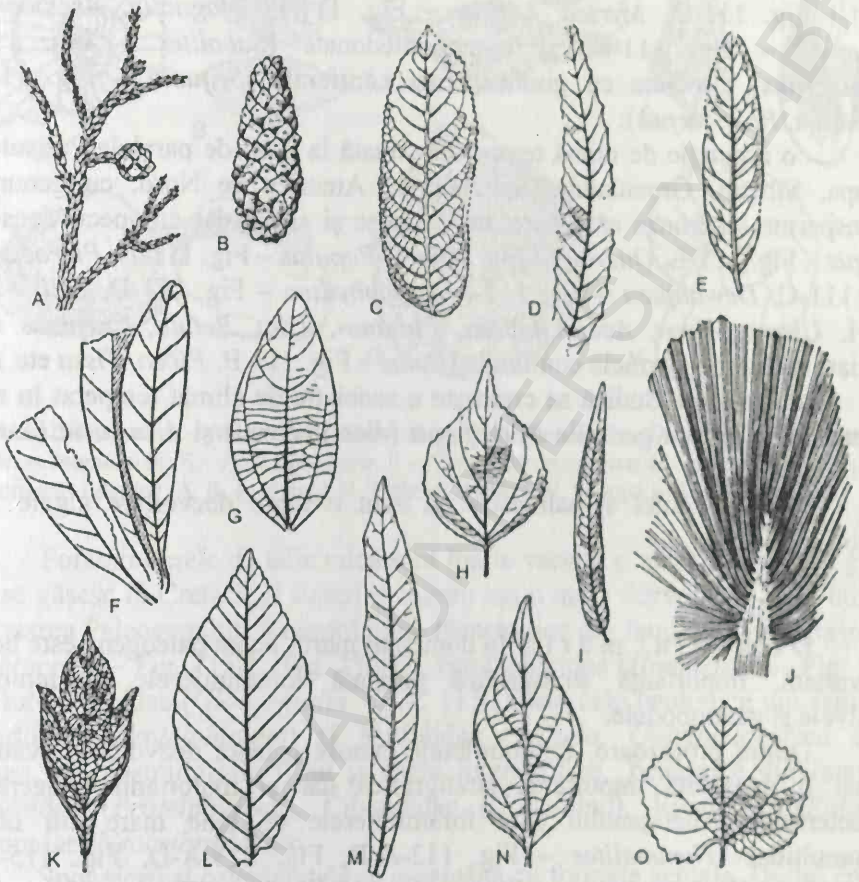


Fig. 111. Paleogen. A – *Sequoia couttsiae*; B – *Pinus palaeostrobus*; C – *Pterocarya castaneifolia*; D – *Dryophyllum curticellense*; E – *Laurus forbesi*; F – *Dewalquea grandifolia*; G – *Cinnamomum polymorpha*; H – *Populus primigenia*; I – *Salix angusta*; J – *Sabalites major*; K – *Sassafras primigenium*; L – *Fagus antipodii*; M – *Quercus sp.*; N – *Ficus titanum*; O – *Vitis sezannensis* (A-J, L-O după E. Saulea, 1967; K după N. Tătărâm, 1984).

Domeniul continental. În domeniul continental flora este dominată de angiospermele dicotiledonate, cele monocotiletonate fiind încă rare până în Paleogenul superior. Dintre gimnosperme, care trec pe un plan secund, rămân mai frecvente coniferele. În Emisfera Nordică, flora aparţine la două asociaţii paleofloristice:

- o asociație de climă tropicală și subtropicală, în partea sudică a Eurasiei și Americii de Nord, până la paralela Parisului, caracterizată prin angiosperme dicotiledonate (*Cinnamomum* – Fig. 111-G, *Ficus* – Fig. 111-N, *Vitis* – Fig. 111-O, *Myrica, Laurus* – Fig. 111-E, *Magnolia, Arctocarpus, Sassafras* – Fig. 111-K) și monocotiledonate (*Sabalites* – Fig. 111-J, *Chamaerops*), asociate cu gimnosperme coniferale (*Sequoia* – Fig. 111-A, *Taxodium, Podocarpus*);

- o asociație de climă temperată situată la nord de paralela Parisului în Europa, Siberia, Groenlanda, Spitzbergen, America de Nord, cu genuri de angiosperme cu frunze căzătoare, care trăiesc și astăzi dar cu specii deosebite (*Fagus* – Fig. 111-L, *Quercus* – Fig. 111-M, *Populus* – Fig. 111-H, *Pterocarya* – Fig. 111-C, *Dewalquea* – Fig. 111-F, *Dryophyllum* – Fig. 111-D, *Salix* – Fig. 111-I, *Ulmus, Alnus, Acer, Juglans, Platanus, Tilia, Betula, Carpinus* etc.), asociate cu gimnospermele coniferale (*Pinus* – Fig. 111-B, *Picea, Tissa* etc.).

În Emisfera Sudică se cunoaşte o asociație de climat temperat în sudul Americii de Sud, cu genurile *Nothofagus* (dicotiledonat) şi *Araucaria* (conifer) etc.

În apele dulci şi salmastre au avut o mare dezvoltare algele verzi charofite.

F a u n a

D o m e n i u l m a r i n. În domeniul marin fauna paleogenă este bogată şi variată. Importanță stratigrafică prezintă foraminiferele, echinoideele, bivalvele şi gastropodele.

Dintre protozoare, foraminiferele cunosc o mare dezvoltare, având nu numai o deosebită importanță stratigrafică dar şi importanță litogenetică. Caracteristice Paleogenului sunt foraminiferele de talie mare din familia Nummultidae (*Nummulites* – Fig. 112-A-B, Fig. 113-A-D, Fig. 115-A-C, *Operculina, Heterostegina, Assilina* – Fig. 113-E), foarte frecvente în regiunea mesogeană (de unde şi denumirea de „Numulitic" care a fost dată acestei perioade). Alte foraminifere de talie mare, foarte numeroase adeseori alături de numuliți, sunt cele din familiile: Discocyclinidae (*Discocyclina=Orthophragmina* – Fig. 112-C, Fig. 113-H, *Actinocyclina, Asterocyclina* – Fig. 113-K), Lepidocyclinidae (*Lepidocyclina*), Miogypsinidae (*Miogypsina* – Fig. 115-D), Alveolinidae (*Fasciolites=Flosculina, Alveolina* – Fig. 113-F) şi Soritidae (*Orbitolites* – Fig. 113-G). Foraminiferele de talie mare au dezvoltarea maximă în Eocen.

Numuliții dispar la sfârşitul Oligocenului, în locul lor rămânând, dintre foraminiferele mari, familiile Lepidocyclinidae, Miogypsinidae şi, din familia Nummulitidae, heterosteginele (*Heterostegina*).

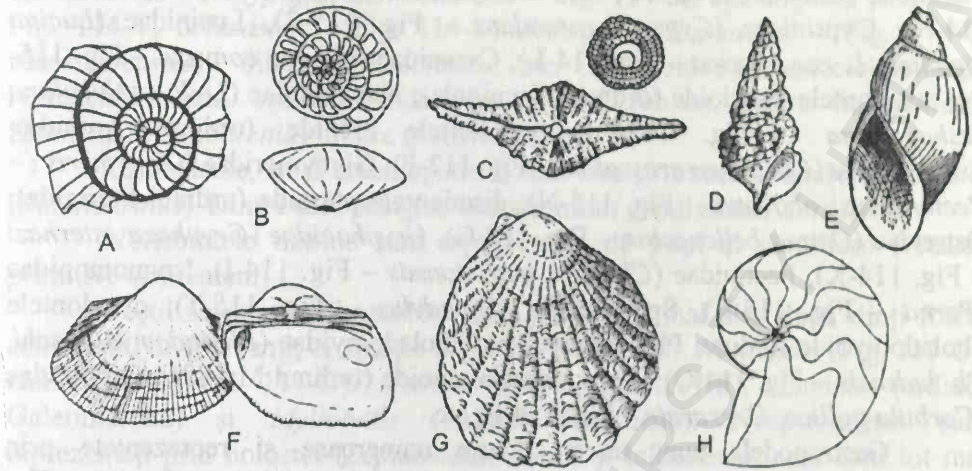


Fig. 112. Paleocen. A – *Nummulites fraasi*; B – *N. solitarius*; C – *Discocyclina seunesi*; D – *Cerithium inopinatum*; E – *Physa gigantea*; F – *Cucullaea crassatina*; G – *Ostrea bellovacina*; H – *Hercoglossa danica* (A, B, F, H după N. Tătărâm, 1984; C-E, G după E. Saulea, 1967).

Foraminiferele de talie mică sunt foarte variate şi aparţin aceloraşi grupe care se găsesc în Cretacicul superior. Acum iau o mare dezvoltare, fiind utile în biozonarea Paleogenului, foraminiferele planctonice din familiile Globigerinidae (*Globigerina* – Fig. 113-L, Fig. 115-E), Hantkeninidae (*Hantkenina* – Fig. 113-J), Globorotaliidae (*Globorotalia* – Fig. 113-I), sau cele bentonice din familiile Elphidiidae (*Protelphidium*) şi Miliolidae (*Miliola, Quinqueloculina* etc.). Acelaşi rol biostratigrafic îl au şi unele foraminifere bentonice din familiile Elphidiidae (*Protelphidium*), Cibicididae (*Cibicidina*), Rotaliidae (*Rotalia*), Eponinidae (*Neocribrella*) etc.

Spongierii şi celenteratele se aseamănă cu formele actuale. Dintre coralii Scleractinia (=Hexacorallia), în Paleogen dispar o serie de familii precum Caryophylliidae (*Trochocyathus*), Acroporidae (*Acropora*), Dendrophylliidae (*Dendrophyllia* – Fig. 115-G, *Balanophyllia* – Fig. 115-H), Fungiidae (*Discotrochus*), Agariciidae (*Cyathoseris* – Fig. 115-F), Poritidae (*Goniopora*), Madreporidae (*Astreopora* – Fig. 115-I). Coralii coloniali înregistrează o revenire importantă în construcţiile recifale.

La sfârşitul Paleogenului mediu dispar Montlivaltiidae-le, Cyclolitidae-le, Calamophylliidae-le, Placosmiliidae-le şi altele.

Moluştele sunt reprezentate mai ales prin bivalve şi gastropode, majoritatea genurilor persistând şi în fauna actuală. Dintre bivalve, mai importante sunt heterodontele veneroide (odinul Veneroida): Carditidae (*Venericardia planicosta* – Fig. 114-J), Veneridae (*Pelecyora* – Fig. 115-P),

Chamidae (*Chama* – Fig. 114-M), Crassatellidae (*Crassatella plumbea* – Fig. 114-N), Cyprinidae (*Cyprina rotundata* – Fig. 115-S), Lucinidae (*Lucina gigantea, L. concentrica* – Fig. 114-L), Cyrenidae (*Cyrena convexa* – Fig. 115-Q); taxodontele nuculoide (ordinul Nuculoida): Nuculanidae (*Leda (=Nuculana deshayesiana* – Fig. 115-O); taxodontele arcoide (ordinul Arcoida): Cucullaeidae (*Cucullaea crassatina* – Fig. 112-F), Glycymeridae (*Glycymeris (= Pectunculus) obovatus* – Fig. 115-N); disodontele pteroide (ordinul Pterioida): Ostreidae (*Ostrea bellovacina* – Fig. 112-G), *Gryphaeidae* (*Gryphaea esterhazi* – Fig. 114-K), Pectinidae (*Chlamys biarritzensis* – Fig. 114-I), Isognomonidae (*Perna* – Fig. 115-R), Spondylidae (*Spondylus* – Fig. 115-T); disodontele pholadomyoide (ordinul Pholadomyoida): Pholadomyidae (*Pholadomya puschi, Ph. ludensis* – Fig. 114-O); desmodontele myoide (ordinul Myoida): Corbulidae (*Corbula gallica, C. exarata* – Fig. 114-P) etc.

Gastropodele sunt uneori foarte numeroase şi reprezentate prin prosobranhiate, multe apărute în Mesozoic: Neritacea (*Nerita, Velates* – Fig. 114-F), Trochacea (*Calliostoma, Turbo*), Loxonematacea (*Turritella*), Cerithiacea (*Cerithium* – Fig. 112-D, *Serratocerithium* – Fig. 114-D, *Campanile* – Fig. 114-, *Tympanotonos, Potamides* – Fig. 115-K), Naticacea (*Cepatia* – Fig. 114-H, *Globularia, Ampullinopsis* – Fig. 115-J), Strombacea (*Rostellaria* – Fig. 114-A, *Rimella* – Fig. 114-E, *Terebellum* – Fig. 114-B), Volutacea (*Voluta*), Cypraeacea (*Cypraea* – Fig. 114-G), Conacea (*Conus, Pleurotoma=Turris* – Fig. 115-L), Fusacea (*Triton=Charonia* – Fig. 115-M), Muriacea, Buccinacea etc.

Cefalopodele sunt rare. Dintre nautiloidee mai există reprezentanţi din două familii – Nautilidae (*Hercoglossa* – Fig. 112-H) şi Aturiidae (*Aturia* – Fig. 114-Q). Coleoideele sunt reprezentate prin ultimele genuri ale ordinului Belemnitida, grupate în familia Neobelemnitidae (*Beloptera, Styracoteuthis*), la care se adaugă tipuri moderne din ordinul Sepiida (*Spirulirostra, Belosepia*).

Dintre artropode, mai importante stratigrafic sunt ostracodele (*Cytherella, Hemicyprideis* etc.). Alte crustacee cunoscute sunt unele ciripede (*Balanus*) şi malacostracee (*Ranina, Portunus, Micropsalis*).

Briozoarele sunt foarte frecvente în unele faciesuri; dominante sunt cheilostomatele (*Lunulites* – Fig. 115-U, *Poricellaria* etc.).

Brachiopodele, reduse ca număr, provin din regiunile cu ape mai adânci. Se cunosc forme articulate (Terebratulidae, Rhynchonellidae, Thecideidae) şi inarticulate (Lingulidae).

Echinodermele sunt reprezentate mai ales prin echinoidee şi crinoidee. Dintre echinoidee, mai importante stratigrafic sunt cele exociclice din ordinele Holectypoida (*Conoclypeus* – Fig. 114-R), Clypeasteroida (*Clypeaster, Laganum, Scutella, Amphiope* – Fig. 115-V), dintre gnatostomate, şi

Cassiduloida (*Amblypigus, Echinolampas* – Fig. 114-S), Spatangoida (*Linthia* – Fig. 114-V, *Schizaster* – Fig. 114-U, *Brissopsis, Eupatagus* – Fig. 114-T, *Macropneustes*), dintre atelostomate etc. Echinoideele endociclice sunt reprezentate prin ordinele Cidaroida (*Rhabdocidaris*), dintre holostomate, Hemicidaroida (*Salenia*), dintre glifostomate etc.

Crinoideele, ca şi brachiopodele, sunt rare şi retrase în apele mai adânci (*Balanocrinus*). Dintre cele pelagice este cunoscut genul actual *Antedon*.

Vertebratele marine sunt reprezentate de peşti şi mamifere (cetacee primitive şi sirenieni).

Peştii selacieni (Elasmobranchii), cunoscuţi mai ales după dinţi fosili, sunt destul de frecvenţi; ei aparţin la grupa Neoselachii: *Notidanus* (Fig. 117-C), *Odontaspis* (Fig. 117-D), *Carcharodon* (Fig. 117-E), *Lamna* (ordinul Galeomorpha) şi *Myliobatis* (ordinul Bathoidea). Neopterigienii sunt reprezentaţi prin holostei (*Lepidosteus, Amia*) şi teleosteeni, care sunt tot mai numeroşi (*Semiophorus, Clupea* – Fig. 117-B, *Seriola, Centriscus=Amphistyle Scomber, Capros* – Fig. 117-A).

Dintre mamifere, cetaceele sunt reprezentate prin formele primitive, arheocete (*Protocetus, Eocetus, Basilosaurus* – Fig. 116); din Oligocenul inferior se cunosc şi primele odontocete şi mysticete. Sirenienii sunt cunoscuţi prin forme primitive (*Protosiren, Halitherium* – Fig. 117-U).

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. Caracteristica principală a faunei continentale este dezvoltarea rapidă şi diversificarea mamiferelor încă de la începutul perioadei (Fig. 118, Fig. 120).

Dintre nevertebrate, mai numeroase sunt unele gastropode adaptate atât la mediul dulcicol (*Physa* – Fig. 112-E, *Lymnaea, Viviparus, Planorbis*), unde sunt asociate cu bivalve (*Unio*), cât şi la viaţa terestră (*Helix, Isthmia, Dissostoma, Pupa, Clausilia*). Sunt semnalate şi unele insecte (Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera) a căror diversificare este legată de dezvoltarea angiospermelor. În chihlimbarul regiunii baltice sunt conservate diverse artropode precum insecte, miriapode, arachnide etc.

Amfibienii (Urodela şi Anura) sunt fără importanţă deosebită, iar reptilele sunt cunoscute numai prin reprezentanţi ai grupelor actuale: Crocodylia (*Pristichampus*), Chelonia (*Trionyx*), Sphenodontia şi Squamata.

Păsările sunt de tip Neornithes, cu caracterele celor actuale. De remarcat este dezvoltarea unor forme de talie mare, nezburătoare, adaptate la viaţa terestră: *Gastornis* (Paleogen inferior, Europa de Vest), *Diatryma* (Fig. 117- R) (Eocen, America de Nord), *Phororhacos* (Oligocen, America de Sud). Începând cu Paleogenul inferior apar reprezentanţi din toate ordinele actuale de păsări.

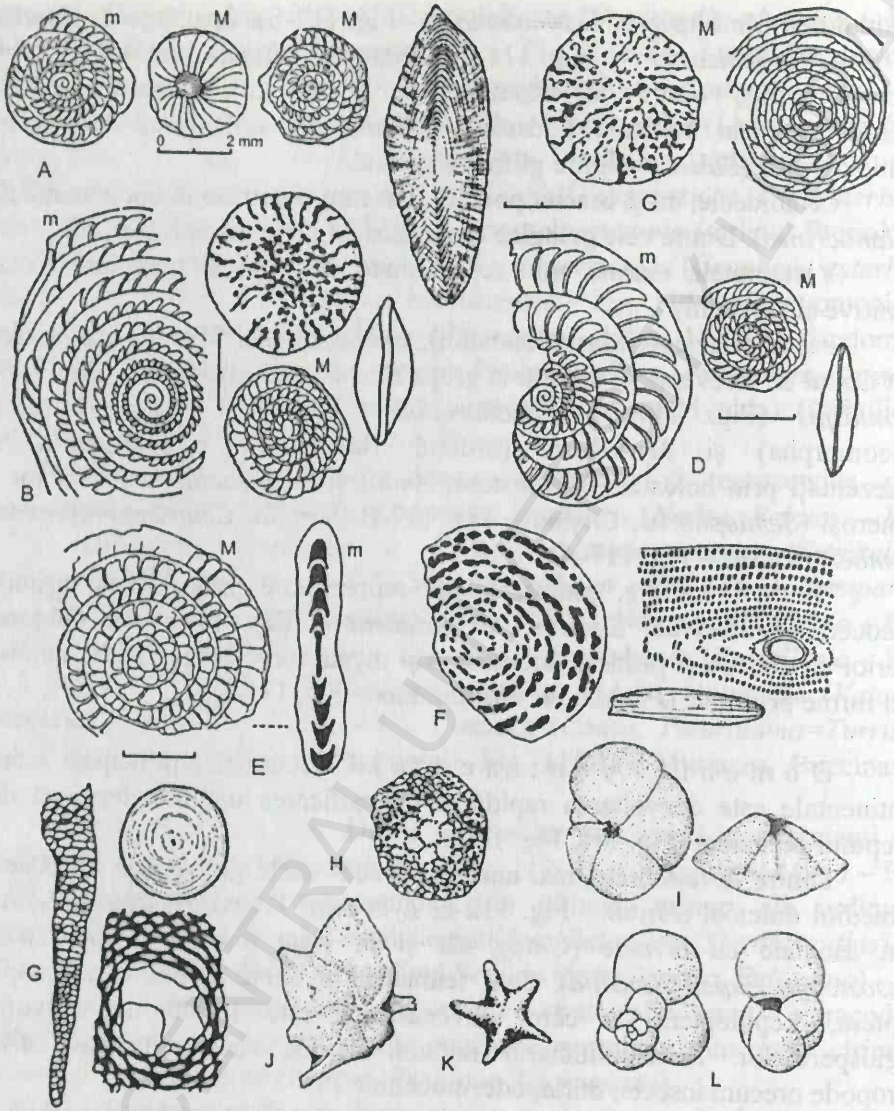


Fig. 113. Eocen. A – *Nummulites globulus*; B – *N. laevigatus*; C – *N. perforatus*; D – *N. planulatus*; E – *Assilina exponens*; F – *Alveolina elongata*; G – *Orbitolites complanatus*; H – *Discocyclina marthae*; I – *Globorotalia crassata*; J – *Hantkenina liebusi*; K – *Asterocyclina taramellii*; L – *Globigerina pseudoeocaena*; m – forma microsferică; M – forma macrosferică (A-G, J după E. Saulea, 1967; H, I, K, L după N. Tătărâm, 1984).

BCU IAȘI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

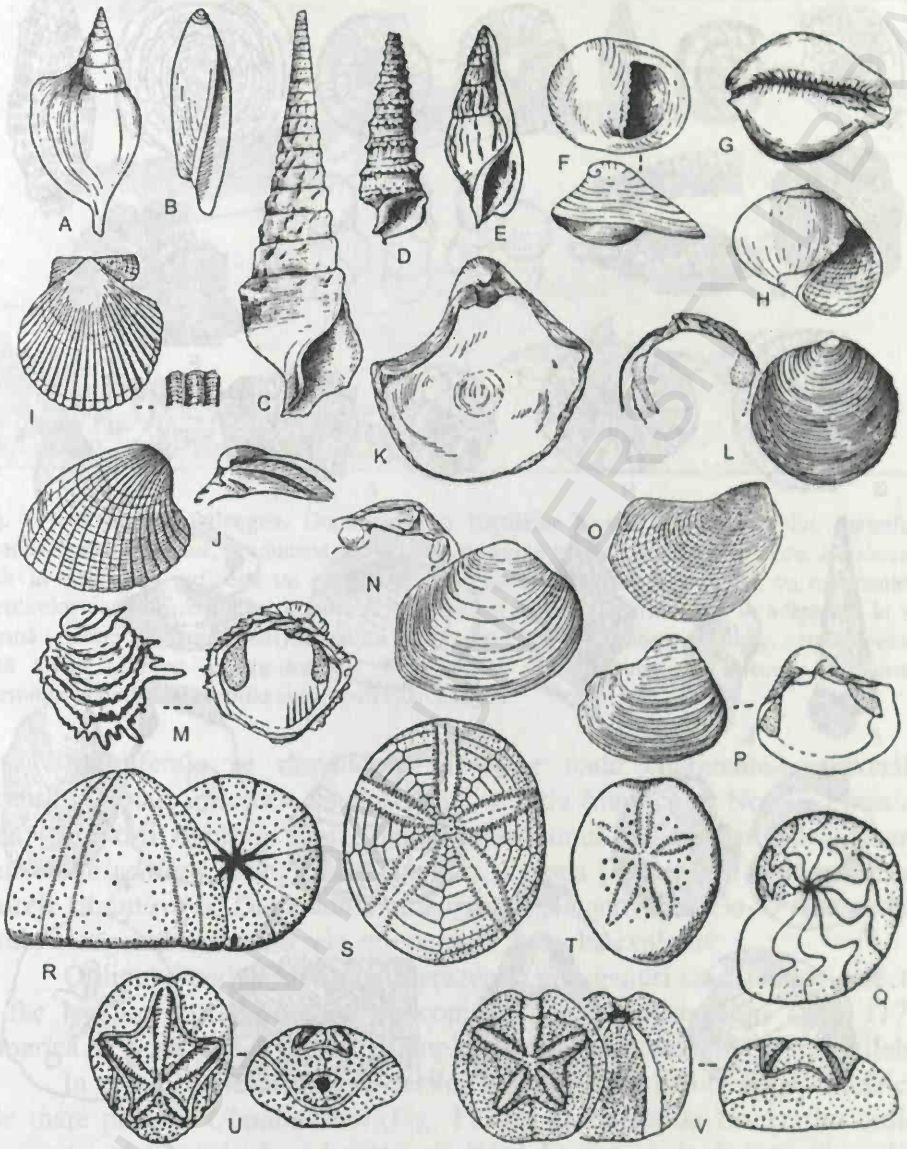


Fig. 114. Eocen. A – *Rostellaria columbaria*; B – *Terebellum obtusum*; C – *Campanile giganteum*; D – *Serratocerithium serratum*; E – *Rimella fissurella*; F – *Velates schmiedeli*; G – *Cypraea obesa*; H – *Cepatia cepacaea*; I – *Chlamys biarritzensis*; J – *Venericardia planicosta*; K – *Gryphaea esterhazyi*; L – *Lucina concentrica*; M – *Chama calcarata*; N – *Crassatella plumbea*; O – *Pholadomya ludensis*; P – *Corbula exarata*; Q – *Aturia aturi*; R – *Conoclypeus conoideus*; S – *Echinolampas stelliferus*; T – *Eupatagus ornatus*; U – *Schizaster archiaci*; V – *Linthia heberti* (A-F, H-L, N-O, R-T după E. Saulea, 1967; G, M, P, Q, U, V după N. Tătărâm, 1984).

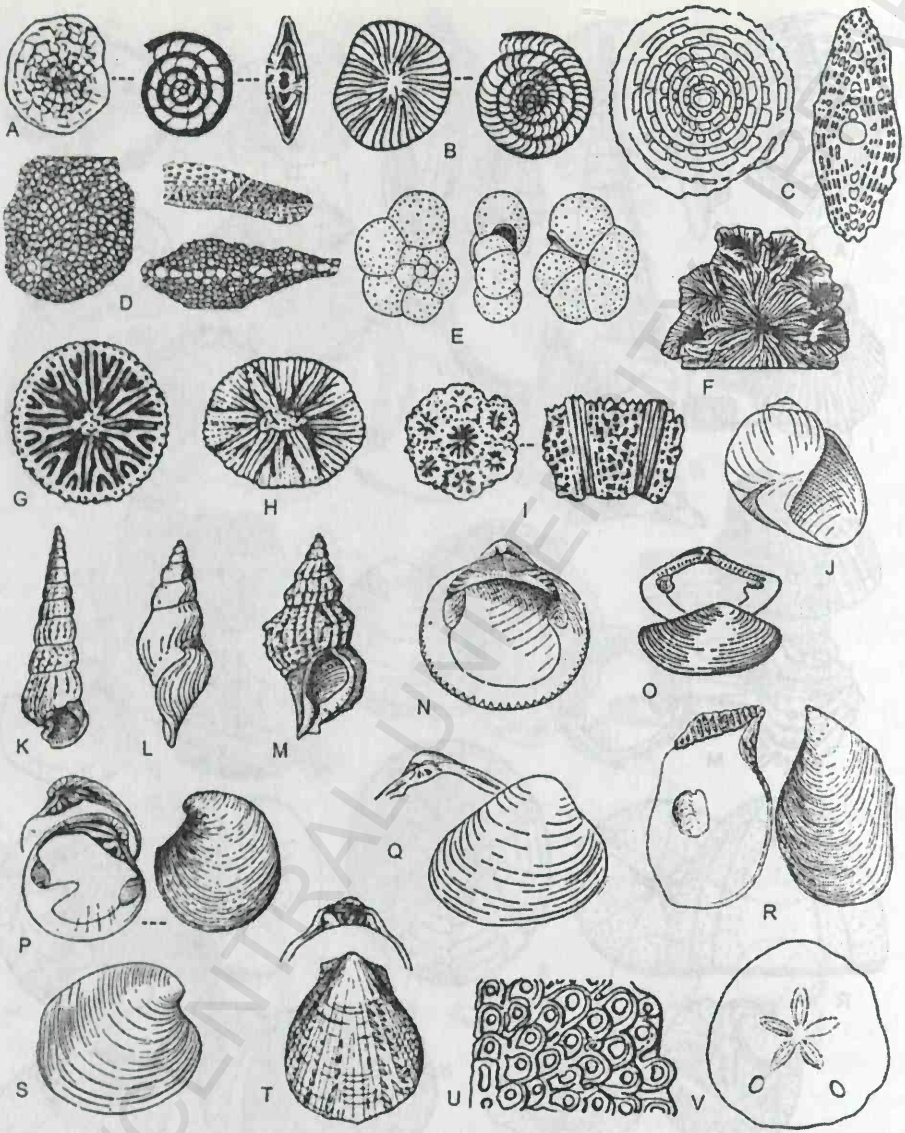


Fig. 115. Oligocen. A – *Nummulites intermedius*; B – *N. vascus*; C – *N. fichteli*; D – *Miogypsina sp.* E – *Globigerina postcretacea*; F – *Cyathoseris subregularis*; G – *Dendrophyllia elegans*; H – *Balanophyllia sp.* I – *Astreopora anglica*; J – *Ampullinopsis crassatina*; K – *Potamides lamarcki*; L – *Pleurotoma (Turris) belgica*; M – *Triton (Charonia) flandrica*; N – *Pectunculus (Glycymeris) obovatus*; O – *Leda (Nuculana) deshayesiana*; P – *Pelecyora westendorpi*; Q – *Cyrena convexa*; R – *Perna soldani*; S – *Cyprina rotundata*; T – *Spondylus tenuispina*; U – *Lumulites vicksburgensis*; V – *Amphiope sp.* (A, B, F-I, P, R, T-V după N. Tătărâm, 1984; C, E, J-O, Q, S după E. Saulea, 1967; D după I. Bucur și S. Filipescu, 1999).

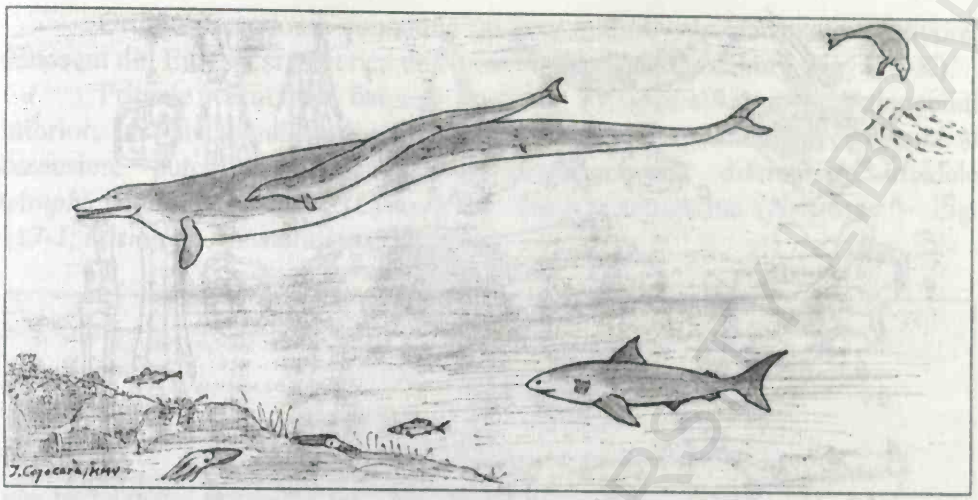


Fig. 116. Viaţa în Paleogen. După extincţia reptilelor la sfârşitul Cretacicului, mamiferele invadează apele mărilor, producând, în scurt timp, forme specializate de talie mare. *Basilosaurus* (individ matern cu pui) este un cetaceu primitiv carnivor de 24 m lungime, cu rudimente ale membrelor posterioare. Dintre copitatele terestre, un alt grup de mamifere se adaptează la viaţa marină – sirenienii (sus-fundal). Rechinii sunt reprezentaţi prin forme moderne, care au persistat până astăzi (*Lamna,* centru-dreapta). Peştii osoşi sunt dominaţi de teleostei, iar urmaşii belemniţilor sunt acum sepiile şi calmarii (jos-stânga).

Mamiferele se răspândesc rapid pe toate continentele, traversând istmurile formate între cele două Americi, şi între America de Nord şi Eurasia în zona strâmtorii Behring. Din Cretacic se continuă multituberculatele, marsupialele (*Polydolops*, Patagonia; *Didelphis*, Europa şi America de Nord), insectivorele (*Adapisorex, Diacodon, Palaeoryctes*) şi condylarthrele. O dată cu începutul Paleogenului, mamiferele euteriene se dezvoltă exploziv.

Ordinul Condylarthra este reprezentat prin genuri cu caractere colective ce fac legătura cu alte ordine de copitate. Genul *Phenacodus* (Fig. 117-F) (America de Nord şi Europa), de exemplu, prezintă afinităţi cu perissodactilele.

În continentele nordice se dezvoltă placentare erbivore arhaice, unele de talie mare precum *Uintatherium* (Fig. 117-G) (America de Nord), din ordinul Dinocerata, şi *Coryphodon* (America de Nord, Europa, Asia de Est), din ordinul Pantodonta.

Ordinul Notoungulata cuprinde copitate derivate din condilartrhre; ele apar în Paleocenul Asiei (*Sinostylops*) şi apoi se diversifică în America (*Arctostylops*, Paleocen superior-Eocen, America de Nord; *Notostylops*, Eocen America de Sud). În America de Sud se dezvoltă un ordin endemic – Litopterna, cu reprezentanţi mai numeroşi în Neogen.

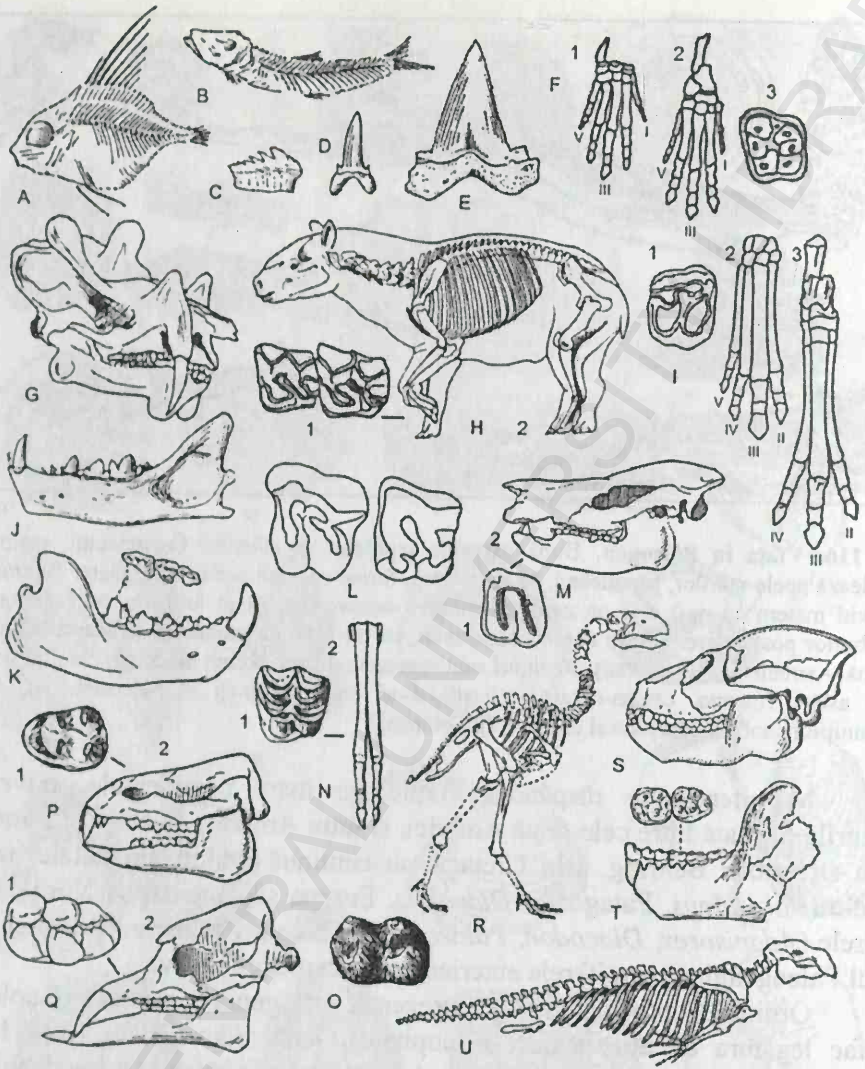


Fig. 117. Paleogen. A – *Capros radobojanus*; B – *Clupea longimana*; C – *Notidanus primigenius*; D – *Odontaspis hopei*; E – *Carcharodon angustidens*; F – *Phenacodus primaevus* (1 – membru anterior; 2 – membru posterior; 3 – molar); G – *Uintatherium sp.*; H – *Palaeotherium magnum* (1 – molari superiori; 2 – aspect general); I – *Hyracotherium venticolum* (1 – molar; 2 – membru anterior; 3 – membru posterior); J – *Nimravus intermedius*; K – *Oxyaena sp.* L – *Aceratherium sp.* (molari); M – *Lophiodon leptorhynchus* (1 – molar superior; 2 – craniu); N – *Xiphodon gracilis* (1 – molar superior stâng; 2 – membru anterior); O – *Anthracotherium magnum* (molar inferior stâng); P – *Moeritherium sp.* (1 – molar; 2 - craniu); Q – *Palaeomastodon sp.* (1 – molar; 2 – craniu); R – *Diatryma steini*; S – *Adapis parisiensis*; T – *Propliopithecus haeckeli*; U – *Halitherium schinzi* (A-F, H1, I, K-M, P, Q, S, T, U după E. Saulea, 1967; H2, J, N, O după N. Tătărâm, 1984; G – după Osborn şi Granger, în J. Piveteau, 1958; R după Matthew şi Granger, în J. Piveteau, 1958).

Ordinul Creodonta constituie un grup primitiv de placentare carnivore, cunoscut din Eurasia şi America de Nord (*Hyaenodon, Oxyaena* – Fig. 117-K).

Primele carnivore fisipede (ordinul Fissipedia) apar în Paleogenul inferior; în Paleogenul mediu dentiţia acestora este specializată, cu canini şi carnasiere puternice. În Paleogenul superior sunt diferenţiate ursidele (*Amphicynodon*), canidele (*Cynodictis*), felidele nimravine (*Nimravus* – Fig. 117-J, *Eusmilus*), mustelidele etc.

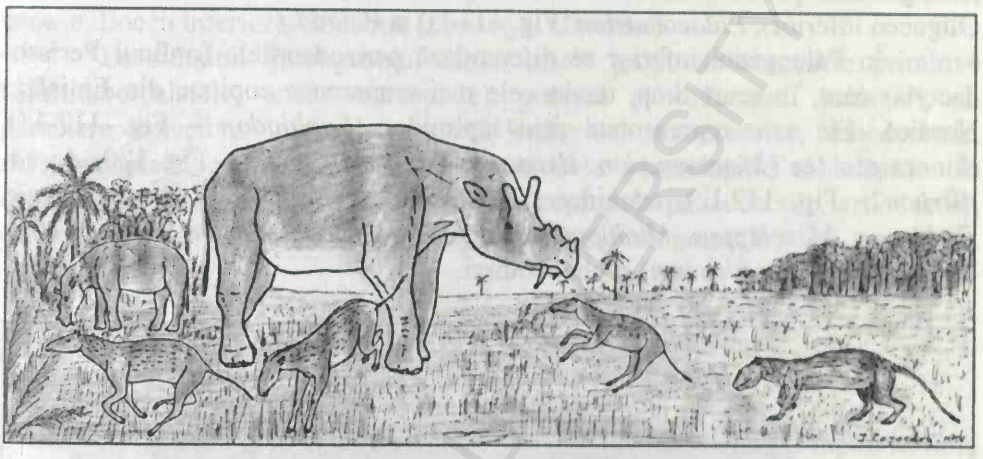


Fig. 118. Viaţa în Paleogen. Scenă de viaţă din prima jumătate a Eocenului, America de Nord. În centru, *Uintatherium* (Ordinul Dinocerata), un copitat arhaic de talia rinocerilor actuali, al cărui craniu poartă trei perechi de excrescenţe osoase. Un carnivor creodont primitiv, *Oxyaena* (dreapta), de mărimea unui jder, putea fi un prădător periculos pentru micul perisodactil *Hyracotherium* (35 cm înălţime la greabăn), cel mai vechi strămoş al calului.

Fig. 119. ***Andrewsarchus*****, Eocen superior, Asia Centrală.** Este considerat cel mai mare mamifer carnivor de uscat din toate timpurile (83 cm lungimea craniului şi în jur de 3,5 m lungimea corpului). El nu face parte din grupul Carnivora ci dintre copitatele strâns înrudite cu strămoşii cetaceelor (Ordinul Mesonychia).

Primatele (ordinul Primates) sunt cunoscute din America de Nord şi Europa prin plesiadapiforme (*Plesiadapis*), lemuroidee (*Notharctus, Adapis* – Fig. 117-S), tarsioidee (*Omomys, Tetonius, Necrolemur*). În Paleogenul superior apar maimuţele platirine, în America de Sud, şi maimuţele catarine în Egipt

(*Parapithecus* – cu caractere de pongide şi cercopitecide; *Propliopithecus* – Fig. 117-T, cu caractere de gibonide şi pongide).

În Paleogen apar mesonychidele (ordinul Mesonychia), copitate specializate la regim alimentar omnivor sau carnivor (*Mesonyx, Harpagolestes, Andrewsarchus* – Fig. 119), din care se consideră că au derivat cetaceele, prin specializare la viaţa acvatică.

Din Eocen apar proboscidienii (ordinul Proboscidea). Principalele genuri paleogene de proboscidieni sunt *Moeritherium* (Fig. 117-P) (Eocen superior–Oligocen inferior), *Palaeomaston* (Fig. 117-Q) şi *Phiomia*.

În Paleogenul inferior se diferenţiază perisodactilele (ordinul Perissodactyla) care, în scurt timp, devin cele mai numeroase copitate din Emisfera Nordică. Ele sunt reprezentate prin tapiroidee (*Lophiodon* – Fig. 117-M), rhinocerotoidee (*Metamynodon, Hyracodon, Indricotherium* – Fig. 120, *Aceratherium* – Fig. 117-L,), equoidee (*Hyracotherium* – Fig. 117-I), *Orohippus, Epihippus, Mesohippus, Miohippus*), paleotheri (*Palaeotherium* – Fig. 117-H), brontotheri (*Brontotherium*) şi chalicotheri.

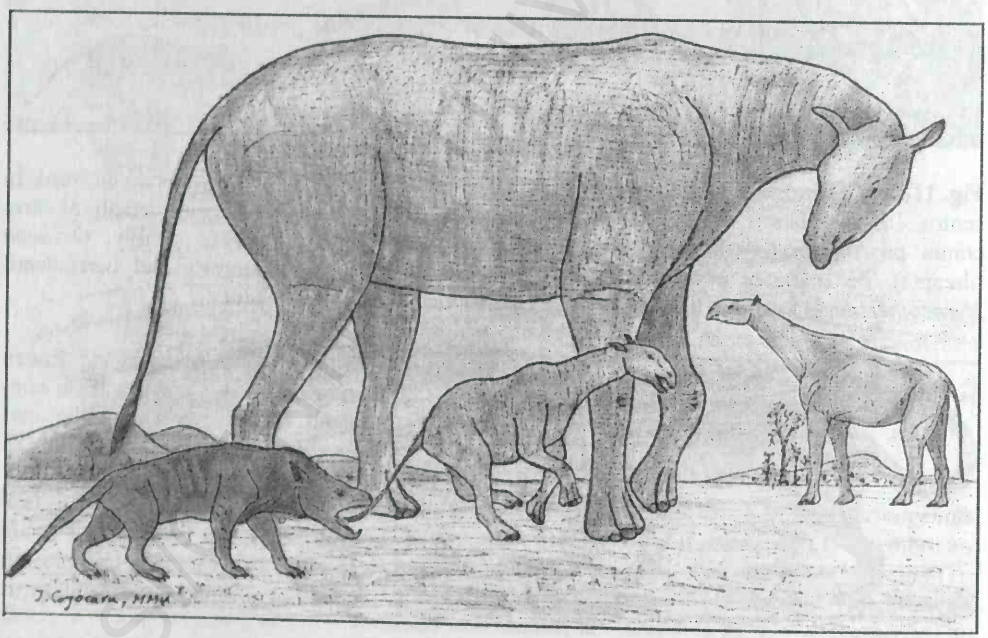


Fig. 120. Viaţa în Paleogen. În Oligocenul superior, în Asia Centrală, apare cel mai mare mamifer de uscat al tuturor timpurilor – rinocerotoidul *Indricotherium*. Acest perisodactil atingea în stadiul adult lungimea de 8 m, înălţimea de 6 m şi peste 15 tone greutate. Adulţii nu aveau duşmani naturali dar puii, în lipsa protecţiei materne, puteau cădea victimă prădătorilor, precum *Hyaenodon*, creodont cunoscut din toate continentele nordice.

Ordinul Artiodactyla este reprezentat, mai ales, prin paleodonte (*Diacodexis*, Eocen inferior), suiforme (*Cebochoerus, Entelodon, Anthracotherium* – Fig. 117-O) şi selenodonte primitive (*Xiphodon* – Fig. 117-N). Ordinul Embrithopoda, cu reprezentanţi cunoscuţi din Eocen, cuprinde copitate de talie mare înrudite cu hiracoideele actuale (*Arsinoitherium*, Oligocen).

Pe lângă aceste grupe de mamifere, din Paleogen se mai cunosc reprezentanţi din ordinele Chiroptera (*Palaeochiropteryx*, Eocen mediu), Edentata (*Utaetus*, dintre cingulatele prevăzute cu o carapace formată din plăci osoase, Eocen inferior), Rodentia (*Paramys, Gliravus*).

La sfârşitul Paleogenului dispar unele grupe de mamifere primitive (multituberculatele, unele marsupiale), precum şi eutherienii primitivi, cu caractere colective: majoritatea condylarthrelor, creodontelor, dinoceratele, mesonychidele, paleomastodontidele, primatele plesiadapide şi adapide. În schimb, se dezvoltă carnivorele fissipede, copitatele perisodactile, artiodactile, proboscidienii şi primatele catarine (cynomorfe şi antropomorfe).

Perioada N E O G E N Ă (Terţiarul Nou)

(-23,8-1,8 m.a.)

Denumirea acestei perioade (M. Hoernes, 1853) vine de la faptul că flora şi fauna din acest interval de timp sunt mai asemănătoare cu cele actuale, comparativ cu flora şi fauna din prima parte a Neozoicului („Paleogen").

Neogenul este timpul trecut de la dispariţia numuliţilor şi până la începutul glaciaţiunii cuaternare (marcat prin apariţia în zona mediteraneană a bivalvului de apă rece *Arctica* (*Cyprina) islandica*). Neogenul a durat aproximativ 22 m.a., şi cuprinde două epoci: Miocen (gr. *meios* – mai puţin; *kainos* – actual, nou) (-23,8 – 5,3 m.a.) şi Pliocen (gr. *pleios* – mai mult; *kainos* – actual, nou) (-5,3 –1,8 m.a.).

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 121). În Neogen continuă ultimele procese de scindare a vechiului uscat pangeic. Cele mai recente evenimente de scindare, toate având loc în ultimii 20 m.a., includ: scindarea Arabiei de Africa, deschizând Marea Roşie, crearea sistemului de rift est-african, deschiderea Mării Japoniei, pe măsură ce Japonia s-a deplasat spre est în Pacific, mişcarea spre nord a Californiei şi a Mexicului de Nord, deschizându-se Golful Californiei.

Faza coliziunii continentale a înălţat munţi înalţi prin compresiunea orizontală a litosferei continentale. Deşi continentele ocupă acelaşi volum, aria lor a scăzut uşor. Prin urmare, în Neozoic, aria bazinelor oceanice a crescut uşor, la scară globală, pe seama continentelor. Deoarece bazinele oceanice sunt mai mari, ele pot ţine mai multă apă, ceea ce a determinat scăderea nivelului mării în ultimii 65 m.a. În general, nivelul mării este mai scăzut în timpul coliziunilor continentale (Devonian inferior, Carbonifer superior, Permian, Triasic).

În Neogen au loc mişcări orogenice intense care desăvârşesc catenele muntoase alpine ce duc la închiderea Oceanului Tethys. În Europa se înregistrează un vulcanism accentuat (acum se formează şi lanţul eruptiv Oaş – Gutâi – Călimani – Harghita).

După nivelul maxim al oceanelor atins în Miocenul mediu, suprafeţele marine s-au redus considerabil (regresiunea de la sfârşitul Miocenului), luând în schimb amploare bazinele salmastre sau chiar dulcicole. Se realizează configuraţia actuală a continentelor. Principalele deosebiri paleogeografice faţă de configuraţia actuală a continentelor sunt: America de Nord şi Asia sunt legate printr-o punte în zona strâmtorii Behring. În Miocen, America de Sud era izolată de America de Nord; în Pliocenul superior, cele două Americi se leagă între ele, o dată cu ridicarea Istmului Panama (fapt care a permis un mare schimb faunistic între cele două continente). Europa Orientală a fost acoperită, începând din Miocenul superior, de Marea Paratethys, o mare intracontinentală, cu ape tot mai puţin sărate, ce cuprindea bazinele Panonic, Dacic şi Ponto-Caspic.

Clima. În Neogen clima a fost caldă, la latitudini medii fiind subtropicală, dar prezintă o tendinţă generală de răcire. Temperaturile medii scad treptat spre sfârşitul perioadei.

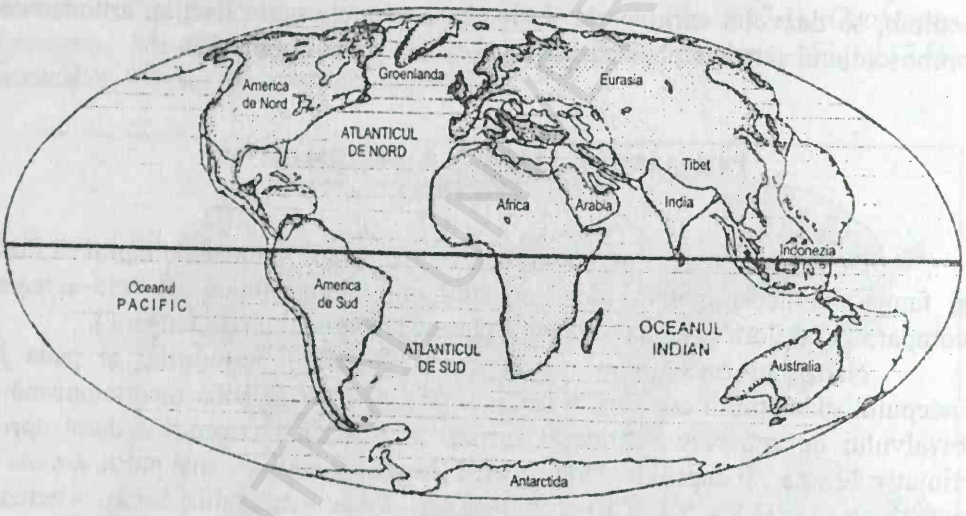


Fig. 121. Miocen mediu. Reconstituire paleogeografică pentru acum 14 m.a. (după C. R. Scotese, 2002).

Viaţa în Neogen

Flora

Domeniul marin. În domeniul marin, flora este asemănătoare celei actuale, mai frecvente fiind algele Rhodophyta (*Lithothamnium*), Chrysophyta (Coccolithophoridales – *Sphenolithus, Catinaster, Cyclococcolithus* etc.), diferite Dinophyta, cu test organic (*Wetzeliella, Hystrichospaeridium*,), calcaros (*Calciodinellum*) sau silicios (*Actiniscus, Carduifolia*), Bacillariophyta (*Coscinodiscus, Actinoptychus* etc.), Acritarcha (*Leiospheridia*) etc.

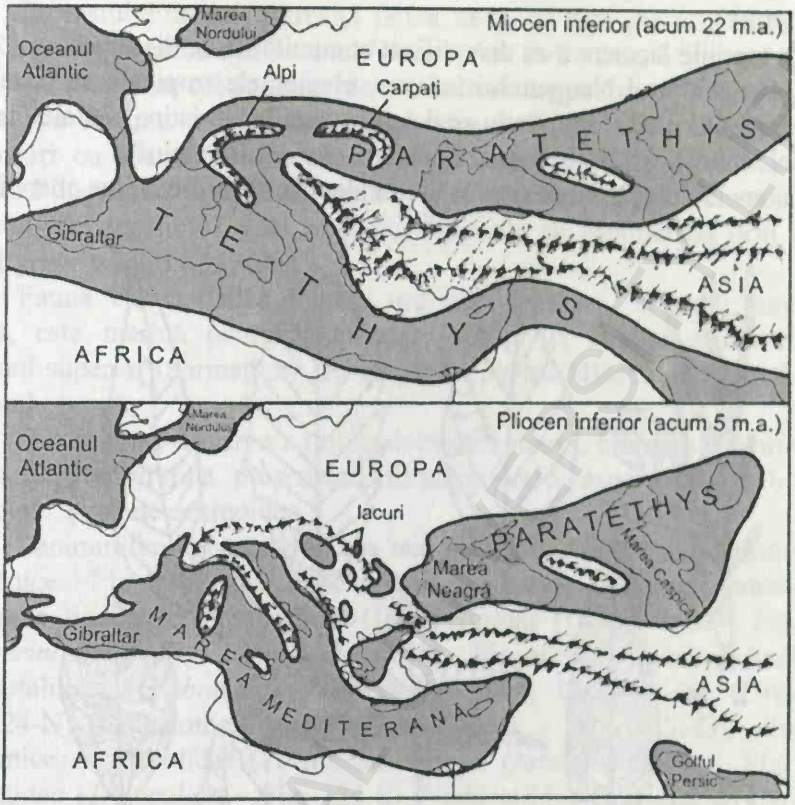


Fig. 122. Fragmentarea Mării Tethys pe parcursul Neogenului, cu individualizarea Bazinului Paratethys şi a Mării Mediterane.

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. Pe continente, flora este constituită din angiosperme de tipul celor actuale. În Neogenul inferior repartizarea florei este asemănătoare celei din Paleogenul superior, asociaţiile de climă tropicală găsindu-se la latitudini mai nordice decât în prezent (la latitudinea sudului Angliei pentru Eurasia şi America de Nord).

Angiospermele sunt reprezentate prin genuri ca: *Cinnamomum* – Fig. 123-G, *Sapindus* – Fig. 123-D, *Liquidambar* – Fig. 123-F, *Laurus, Vitis, Platanus, Myrica, Sabal* etc. Gimnospermele sunt reprezentate prin diverse coniferale: *Sequoia, Glyptostrobus* – Fig. 123-A, *Taxodium*. La nord de această regiune se întindeau asociaţii de climă temperată până în nord-vestul Groenlandei: *Fagus* – Fig. 123-B, *Quercus, Carpinus, Castanea* – Fig. 123-C, *Platanus* – Fig. 123-J, *Juglans* – Fig. 123-E, *Betula, Ulmus* – Fig. 123-H, *Almus,*

Acer – Fig. 123-I, *Populus, Salix* etc. (angiosperme), *Pinus, Abies, Picea* etc. (gimnosperme).

În mediile lacustre s-au diversificat comunitățile de diatomee.

Către sfârșitul Neogenului inferior, elementele tropicale se retrag spre sud, în Neogenul mediu schițându-se deja provinciile floristice actuale (care vor suferi unele modificări în Cuaternar din cauza răcirii climatului).

În apele dulci și salmastre, ca și în Paleogen, sunt frecvente charofitele.

Fig. 123. Neogen. A – *Glyptostrobus europaeus*; B – *Fagus attenuata*; C – *Castanea atavia*; D – *Sapindus falcifolium*; E – *Juglans acuminata*; F – *Liquidambar europaeus*; G – *Cinnamomum scheuchzeri*; H – *Ulmus brauni*; I – *Acer polymorphum pliocenicum*; J – *Platanus aceroides* (după E. Saulea, 1967).

BCU IASI - CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Fauna

În vestul Europei, întreaga faună neogenă este marină. În schimb, în estul Europei, începând din Bazinul Vienei până în Caucaz, Miocenul inferior şi mediu este marin iar cel superior devine salmastru, pentru că în această parte a Europei s-a separat, din Miocenul superior, un bazin închis (Paratethys), fără comunicări cu Marea Mediterană aflată la sud (Fig. 122). În consecinţă, în decursul Pliocenului, apele din Paratethys au continuat să se îndulcească până la începutul Pleistocenului când se reiau legăturile cu Mediterana prin formarea Mării Egee şi a Mării Marmara.

Fauna caracteristică pentru sud-estul Europei, în care intră şi ţara noastră, este marină pentru Miocenul inferior şi mediu; salmastră pentru Miocenul superior (Sarmaţian); de apă dulce pentru Miocenul terminal şi întreg Pliocenul.

D o m e n i u l m a r i n. În domeniul marin, fauna este foarte variată, importanţă stratigrafică prezentând foraminiferele, asociaţiile de bivalve şi gastropode, şi unele echinoidee.

Foraminiferele cuprind în cea mai mare parte forme mici, bentonice sau planctonice. Ele formează asociaţii caracteristice zonelor climatice, mai importante fiind cele din familiile Globigerinidae (*Globigerina* – Fig. 124-G, *Globigerinoides* – Fig. 124-H, *Orbulina* – Fig. 124-E, *Sphaeroidinella* etc.), Globorotaliidae (*Globorotalia, Globigerinatella*), Uvigerinidae (*Uvigerina* – Fig. 124-N), Stilostomellidae (*Siphonodosaria* – Fig. 124-O), dintre cele planctonice, şi Miliolidae (*Tortonella, Pyrgo, Quinqueloculina* – Fig. 124-T), Hauerinidae (*Triloculina* – Fig. 124-S), Nodosariidae (*Nodosaria, Dentalina* – Fig. 124-J, *Lagena*), Buliminidae (*Bulimina* – Fig. 124-M, *Bolivina* – Fig. 124-K), Cibicidae (*Cibicides* – Fig. 124-L), Amphisteginidae (*Amphistegina* – Fig. 124-I), Nonionidae (*Nonion* – Fig. 124-P), Elphidiidae (*Elphidium* – Fig. 124-Q-R), Rotaliidae (*Ammonia* – Fig. 127-A), Alveolinidae (*Borelis* – Fig. 124-F), dintre cele bentonice etc.

În faciesurile salmastre din unele regiuni ale Paratethysului (Miocen superior) genul *Nubecularia* (Fig. 124-U) (Nubeculariidae) cunoaşte o mare dezvoltare, dând naştere la construcţii recifale, în asociaţie cu viermi, briozoare şi alge (*Lithothamnium*), de amploarea celor coraliere etc.

La începutul Miocenului se mai întâlnesc încă foraminifere mari reprezentate prin Lepidocyclinidae (ultimele *Lepidocyclina* – Fig. 124-C), Miogypsinidae (*Miogypsina* – Fig. 124-A) şi Nummulitidae (*Heterostegina* – Fig. 124-D, *Operculina* – Fig. 124-B).

În Badenianul (Miocen superior) zonei de molasă din ţara noastră, se întâlnesc frecvent radiolari („şisturi" cu radiolari), aparţinând subordinului Spumellaria (*Cenosphaera* – Fig. 124-V, *Rhopalastrum* – Fig. 124-X).

Molasa este constituită din sedimente argiloase, nisipoase, grezoase în alternanță cu marne, calcare, mai mult sau mai puțin consolidate, depuse în zonele scufundate de la periferia ariei geosinclinale, în perioada geosinclinală târzie (de orogeneză); apare în depresiuni piemontane sau intramontane.

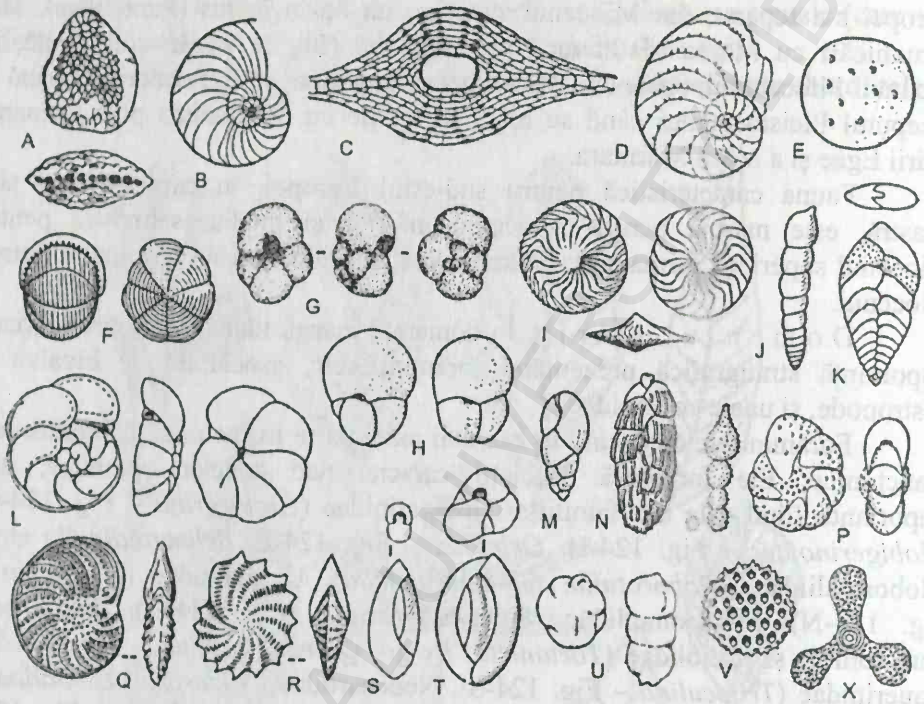


Fig. 124. Miocen. A – *Miogypsina günteri*; B – *Operculina complanata*; C – *Lepidocyclina (Nephrolepidina) tournoueri*; D – *Heterostegina heterostegina*; E – *Orbulina universa*; F – *Borelis melo*; G – *Globigerina bulloides*; H – *Globigerinoides triloba*; I – *Amphistegina haueriana*; J – *Dentalina pauperata*; K – *Bolivina dilatata*; L – *Cibicides lobatulus*; M – *Bulimina elongata*; N – *Uvigerina venusta liesingensis*; O – *Siphonodosaria aculeata*; P – *Nonion granosum*; Q - *Elphidium fichtelianum*; R – *E. aculeatum*; S – *Triloculina oblonga*; T – *Quinqueloculina seminulum*; U – *Nubecularia novorossica*; V – *Cenosphaera sp.*; X – *Rhopalastrum* (= *Rhopalodictyum*) *sp.* (A-F, H-V după E. Saulea, 1967; G după N. Tătărâm, 1984; X după B. Ionesi, 1982).

Spongierii și celenteratele (Scleractinia=Hexacorallia) se retrag în regiuni mai sudice, către sfârșitul perioadei. Hexacoralii se cunosc mai ales din provinciile Caraibelor și Indo-pacifică și aparțin familiilor Faviidae (*Plesiastrea*, *Solenastrea*), Caryophyliidae (*Caryophyllia* – Fig. 126-T, *Trochocyathus*), Dendrophylliidae (*Eupsammia*, *Turbinolia*), Flabellidae (*Flabellum*).

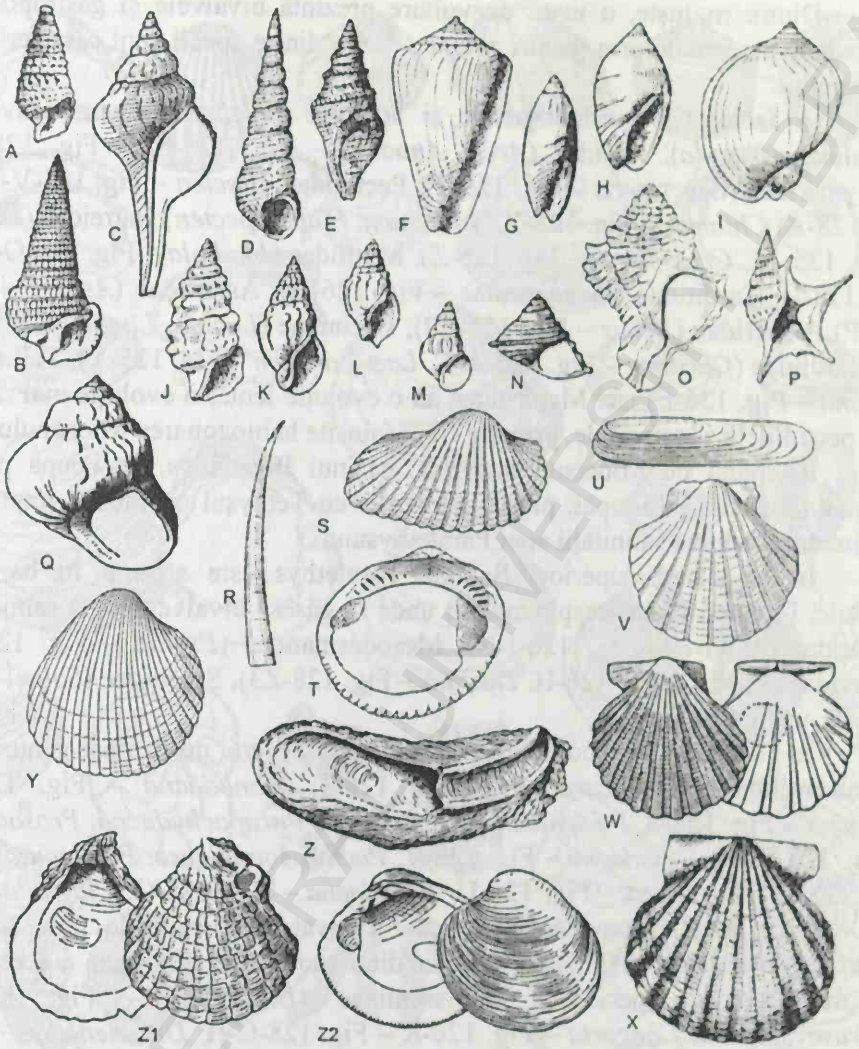


Fig. 125. Miocen. A – *Potamides plicatus*; B – *Tympanotonos margaritaceum*; C – *Fusus burdigalensis*; D – *Turritella turris*; E – *Pleurotoma cataphracta*; F – *Conus ponderosus*; G – *Oliva clavula*; H – *Ancilla glandiformis*; I – *Cassis saburon*; J – *Cerithium zejszneri*; K – *Dorsanum corbianum*; L – *D. duplicatum duplicatum*; M – *Mohrensternia inflata*; N – *Trochus cingulatus*; O – *Murex turonensis*; P – *Aporrhais pespelecani*; Q – *Barbotella hoernesi*; R – *Dentalium badensis*; S – *Anadara fichteli*; T – *Glycymeris (Pectunculus) fichteli*; U – *Solen subfragilis*; V – *Pecten hornensis*; W – *Pecten (Aequipecten) elegans*; X– *Chlamys gigas*; Y – *Laevicardium kübecki*; Z – *Crassostrea crassissima*; Z1 – *Ostrea digitalina*; Z2 – *Venus multilamella* (A-T, V, Y-Z2 după E. Saulea, 1967; U după V. Dragoş, 1982; X după N. Tătărâm, 1984).

Dintre moluşte, o mare dezvoltare prezintă bivalvele şi gastropodele; deşi sunt reprezentate prin genuri actuale, multe dintre specii sunt caracteristice Neogenului.

În faciesurile mediteraneene şi atlantice se găsesc diverse bivalve: Nuculidae (*Nucula*), Arcidae (*Arca, Anadara* – Fig. 125-S, – Fig. 128-B), Glycymeridae (*Glycymeris* – Fig. 125-T), Pectinidae, (*Pecten* – Fig. 125-V-W, – Fig. 128-A, *Chlamys* – Fig. 125-X, *Amussium, Flabellipecten*) Ostreidae (*Ostrea* – Fig. 125-Z1, *Crassostrea* – Fig. 125-Z), Mytilidae (*Modiola* – Fig. 126-O-Q, – Fig. 128-I), Carditidae (*Megacardita* – Fig. 126-G), Astartidae (*Astarte* – Fig. 128-P), Veneridae (*Venus* – Fig. 125-Z2), Lucinidae (*Lucina, Linga* – Fig. 126-D), Cardiidae (*Cardium* – Fig. 126-A-C, *Laevicardium* – Fig. 125-Y), Tellinidae (*Tellina* – Fig. 126-E) etc. Majoritatea au o evoluţie lentă; o evoluţie mai rapidă o au pectinidele şi ostreidele, primele fiind folosite la biozonarea Miocenului.

Începând cu Miocenul superior, bazinul Paratethys, ce ocupa partea centrală şi de est a Europei, pierde legăturile cu Tethysul occidental, fapt ce a determinat scăderea salinităţii apei Paratethysului.

În Miocenul superior, Bazinul Paratethys este separat în bazinele Panonic, Dacic şi Ponto-caspic-aralian unde se găsesc bivalve de apă salmastră: Mactridae (*Mactra* – Fig. 126-I-N), Mesodesmatidae (*Ervilia* – Fig. 126-F), Veneridae (*Tapes* – Fig. 126-H, *Dosinia* – Fig. 128-Z3), Solenidae (*Solen* – Fig. 125-U), unele Cardiidae.

În Pliocen, o dată cu îndulcirea apelor, au devenit numeroase genurile de Limnocardiidae (*Limnocardium* – Fig. 128-T, *Monodacna* – Fig. 128-R, *Didacna* – Fig. 128-S, *Pachydacna* – Fig. 128-Z, *Parapachydacna, Prosodacna* – Fig. 128-W-Y, *Stylodacna* – Fig. 128-V, *Pachyprionopleura, Phyllocardium* – Fig. 128-Z1, *Caladcna* – Fig. 128-U, *Paradacna* – Fig. 128-Q, *Plagiodacna* – Fig. 128-Z2 etc.). Limnocardiidele sunt derivate din cardiide prin diferite modificări ale dentiţiei (hipertrofia unor dinţi sau atrofia completă a acestora). Se mai cunosc specii de Dreisseniidae (*Dreissena* – Fig. 128-K, *Andrusoviconcha, Congeria* – Fig. 126-R – Fig. 128-C-H, *Dreissenomya* – Fig. 128-J), Unionidae (*Teisseryromya*, *Unio* – Fig. 128-M-N, *Rumanunio* – Fig. 128-O, *Psilunio* – Fig. 128-L, *Rugunio*) etc.

Dintre gastropodele de facies marin, mai frecvente sunt genurile: Turitellidae (*Turritella* – Fig. 125-D), Vermetidae (*Vermetus*), Naticidae (*Natica*), Muricidae (*Murex* – Fig. 125-O), Fusidae (*Fusus* – Fig. 125-C), Olividae (*Ancylla=Ancyllaria* – Fig. 125-H, *Oliva* – Fig. 123-G), Pleurotomidae (*Pleurotoma* – Fig. 125-E), Conidae (*Conus* – Fig. 125-F), Cassidae (*Cassis* – Fig. 125-I), Aporrhaidae (*Aporrhais* – Fig. 125-P), Buccinidae (*Nassa* (=*Hinia*) – Fig. 127-T, *Buccinum* etc.

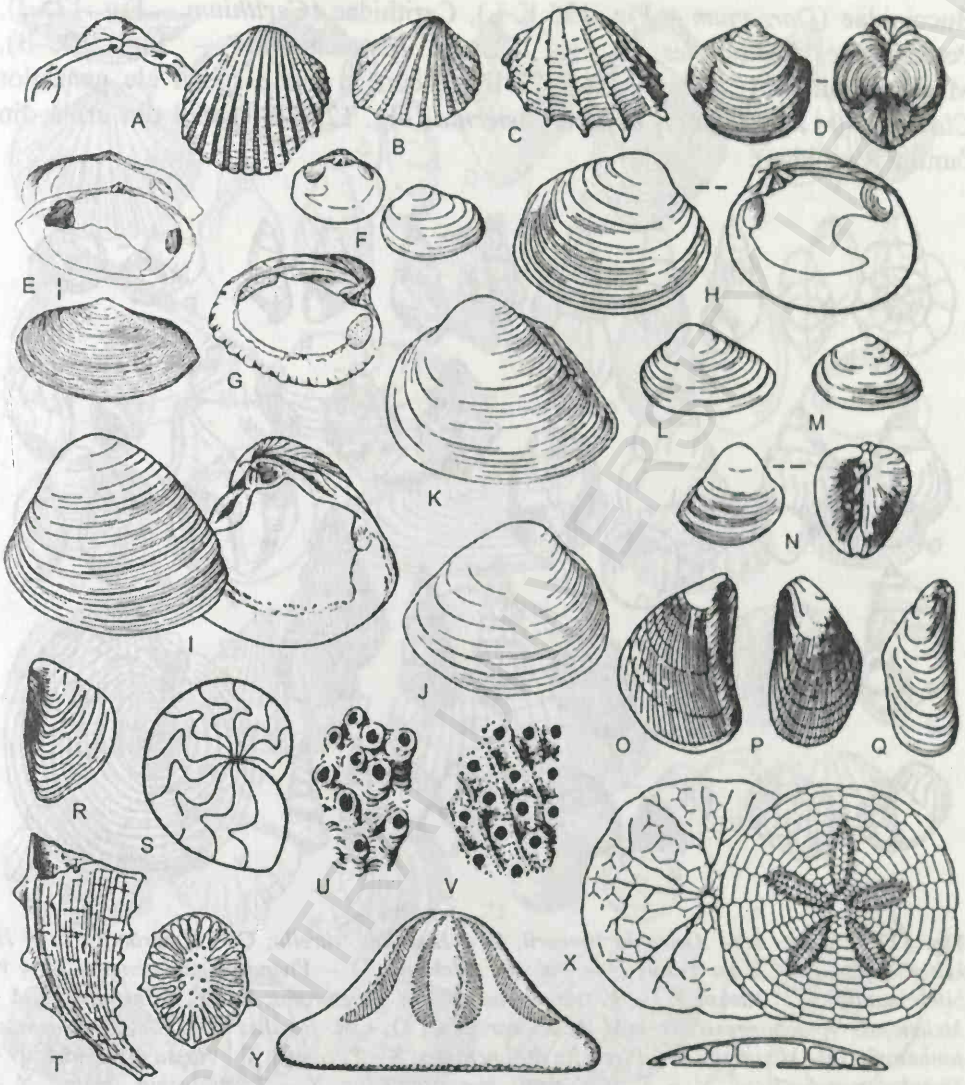


Fig. 126. Miocen. A – *Cardium hispidum*; B – *C. gracile*; C – *C. fittoni*; D – *Linga columbella*; E – *Tellina planata*; F – *Ervilia dissita*; G – *Megacardita jouanneti*; H – *Tapes (Irus) gregarius ponderosa*; I – *Mactra pallasii*; J – *M. vitaliana*; K – *M. vitaliana fabreana*; L – *M. podolica*; M – *M. caspia*; N – *M. bulgarica*; O – *Modiola denysiana*; P – *M. sarmatica*; Q – *M. incrassata*; R – *Congeria politioanei*; S – *Aturia aturi*; T – *Caryophyllia vindobonensis*; U – *Diastopora corrugata*; V – *Schizoporella montifera*; X – *Scutella subrotundata*; Y – *Clypeaster altecostatus* (A-C, F, H-Y după E. Saulea, 1967; D, E, G după N. Tătărâm, 1984).

Din faciesurile salmastre ale Paratethysului (Miocen superior) se cunosc: Trochidae (*Trochus* – Fig. 125-N), Turbinidae (*Barbotella* – Fig. 125-Q),

Buccinidae (*Dorsanum* – Fig. 125-K-L), Cerithidae (*Cerithium* – Fig. 125-J), Potamididae (*Potamides* – Fig. 125-A, *Tympanotonos* – Fig. 125-B), Micromelaniidae (*Caspia* – Fig. 127-E) precum şi unele specii ale genurilor *Clavatula* (= *Pleurotoma*) şi *Mohrensternia* (Fig. 125-M) (genul din urmă din familia Rissoidae).

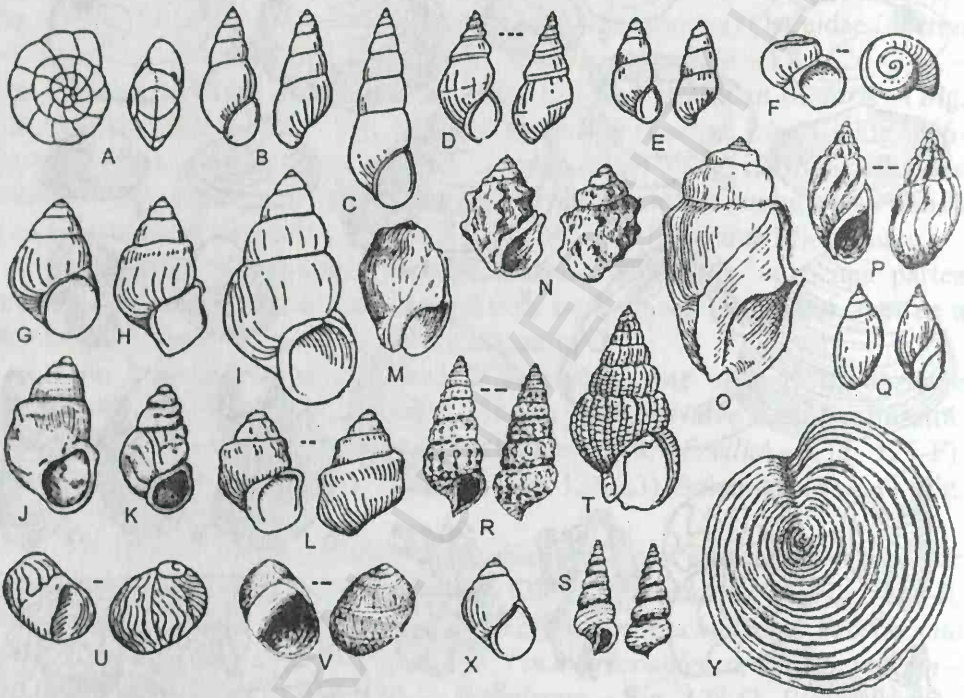


Fig. 127. Pliocen. A – *Ammonia beccarii*; B – *Hydrobia vitrella*; C – *H. grandis*; D – *H. kelterborni*; E – *Caspia latior*; F – *Valvata sulekiana*; G – *Viviparus moldavicus*; H – *V. bifarcinatus*; I – *V. rumanus*; J – *V. transitorius*; K – *V. stricturatus*; L – *V. desmanianus*; M – *Melanopsis vindobonensis*; N – *M. bouei rarispina*; O – *M. fossilis*; P – *M. (Canthidomus) soubeirani*; Q – *M. onusta*; R – *Pirenella disjunctoides*; S – *P. caspia*; T – *Nassa prismatica*; U – *Theodoxus stefanescui*; V – *T. (Calvertia) quadrifasciatus*; X – *Lithoglyphus acutus*; Y – *Valenciennius annulatus* (A-I, L-O, Q, T, U, X, Y după E. Saulea, 1967; P, R, S, V după N. Tătărâm, 1984; J, K după V. Dragoş, 1982).

Bivalvele şi gastropodele prezintă o ornamentaţie tot mai bogată spre sfârşitul perioadei.

Alte moluşte marine neogene sunt scafopodele (*Dentalium* – Fig. 125-R), destul de frecvente, şi cefalopodele Nautilida (Aturiidae – *Aturia* – Fig. 126-S) şi Sepiida (*Spirulirostra*).

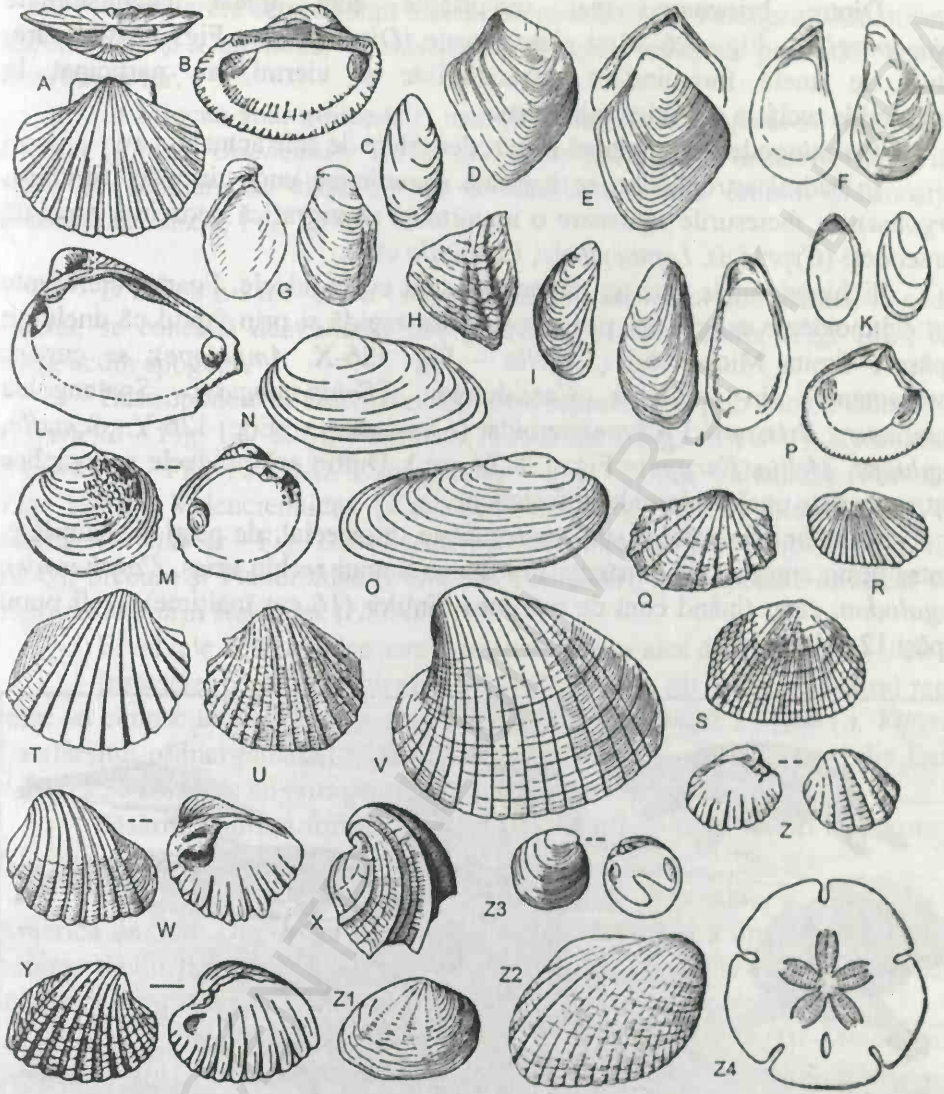


Fig. 128. Pliocen. A – *Pecten jacobeus*; B – *Anadara diluvii*; C – *Congeria novorossica*; D – *C. (=Rhombocongeria) rhomboidea*; E – *C. rumana*; F – *C. subcarinata*; G – *C. zsigmondyi*; H – *C. triangularis*; I – *Modiola incrassata minor*; J – *Dreissenomya aperta*; K – *Dreissena rimestiensis*; L – *Psilunio subrecurvus*; M – *Unio lenticularis*; N – *U. atavus*; O – *Unio (=Rumanunio) rumanus*; P – *Astarte omaliusi*; Q – *Paradacna abichi*; R – *Monodacna (Pseudocatillus) pseudocatillus*; S – *Didacna (Pontalmyra) subcarinata*; T – *Limnocardium shedelianum*; U – *Caladacna steindachneri*; V – *Stylodacna heberti*; W – *Prosodacna haueri*; X – *P. neumayri*; Y – *P. munieri*; Z – *Pachydacna cimmerica*; Z1 – *Phyllocardium planum*; Z2 – *Plagiodacna modiolaris*; Z3 – *Dosinia maeotica*; Z4 – *Encope micropora* (după E. Saulea, 1967).

Dintre briozoare, mai importante sunt unele cheilostomate (*Schizoporella* – Fig. 126-V) şi ciclostomate (*Diastopora* – Fig. 126-U) care, alături de unele foraminifere nubeculariide şi viermi, au participat la construcţiile recifale de facies salmastru.

Brachiopodele nu prezintă genuri deosebite de cele actuale.

În cadrul artropodelor se constată dezvoltarea unor ciripede (*Balanus, Pyrgoma*). În faciesurile salmastre o importanţă stratigrafică deosebită prezintă ostracodele (*Cyprideis, Leptocythere, Caspiolla* etc.).

Echinodermele care au importanţă sunt echinoideele. Foarte interesante sunt echinoideele exociclice, prin evoluţia lor rapidă şi prin faptul că unele nu depăşesc limita Miocenului (*Scutella* – Fig. 126-X, *Amphiope*); se cunosc reprezentanţi din ordinele Cassiduloida (*Echinolampas*), Spatangoida (*Schizaster, Brissopsis*) Clypeasteroida (*Clypeaster* – Fig. 126-Y, *Scutella, Amphiope, Melita, Encope* – Fig. 128-Z4 etc.). Dintre echinoideele endociclice sunt semnalate unele cidaroide glifostomate.

Vertebratele marine sunt reprezentate, în special, de peşti şi mamifere. Dintre peşti, amintim de existenţa în Miocen a unui rechin uriaş, *Carcharodon megalodon*, care, ţinând cont de mărimea dinţilor (16 cm înălţime), ar fi putut depăşi 12 m lungime.

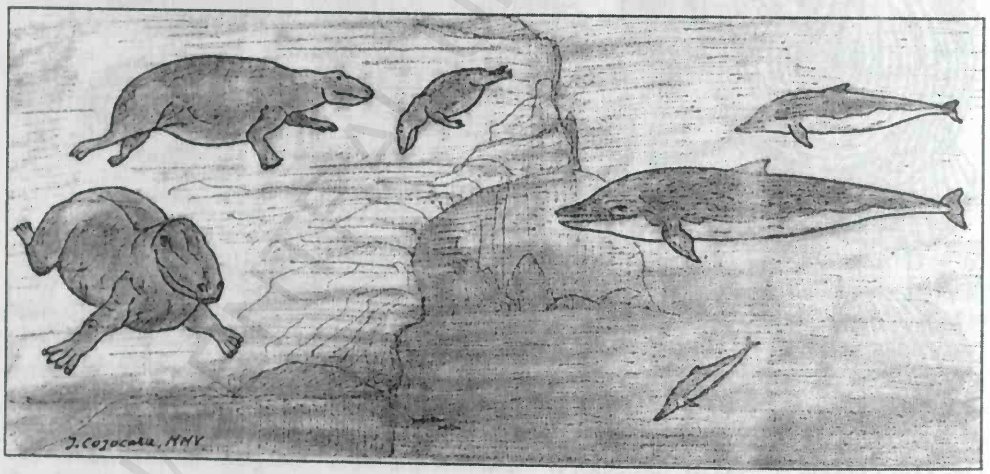


Fig. 129. Viaţa în Neogen. Fauna marină neogenă se aseamănă cu cea actuală. Una din curiozităţile timpului a fost *Palaeoparadoxia* (ordinul Desmostylia), mamifere copitate ce au iniţiat o adaptare la viaţa marină litorală, dar fără succes evolutiv. Alăturat, cetacee odontocete (*Squalodon*), rude mai vechi ale delfinilor actuali.

Mamiferele cetacee sunt mai numeroase decât în Paleogen. Odontocetele (*Squalodon* şi *Delphinus*) şi misticetele ating la sfârşitul perioadei apogeul dezvoltării lor.

În Miocen apar pinipedele, mamifere carnivore adaptate la viaţa marină litorală (*Phoca, Odobenus*). Tot acum se înregistrează o tentativă, fără viitor însă, de adaptare la viaţa marină a mamiferelor din ordinul Desmostylia (*Palaeoparadoxia*, Fig. 129).

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. În domeniul continental, în cadrul faunei, se constată dezvoltarea fără precedent a mamiferelor (Fig. 132), care ating acum apogeul.

Gastropodele de facies dulcicol sunt reprezentate prin unele Potamididae (*Pirenella* – Fig. 127-R-S), Neritidae (*Theodoxus* – Fig. 127-U-V), Hydrobiidae (*Hydrobia* – Fig. 127-B-D, *Lithoglyphus* – Fig. 127-X), Valvatidae (*Valvata* – Fig. 127-F), Valenciennidae (*Valenciennius* – Fig. 127-Y), numeroase Viviparidae (*Viviparus* – Fig. 127-G-L etc.) şi Melanopsidae (*Melanopsis* – Fig. 127-M-Q), precum şi Planorbidae (*Planorbis ponticum*); gastropodele de uscat sunt reprezentate prin Helicidae (*Helix*).

Bivalvele de apă dulce sunt reprezentate mai ales de Unionidae (*Unio*).

Insectele, peştii, amfibienii şi reptilele sunt de tip actual. În cadrul reptilelor se cunosc unele genuri noi, dintre şerpi (*Palaeonaja, Provipera, Vipera*). La sfârşitul primei jumătăţi a Neogenului, crocodilienii sunt dispăruţi din Europa, ceea ce coincide cu retragerea spre sud a faunei tropicale.

Păsările cuprind forme de tip actual alături de unele tipuri dispărute de talie mare (*Phororhacos* din America de Sud).

Dintre mamifere, marsupialele sunt larg răspândite în Australia şi America de Sud. Din cauza izolării acestor continente şi a lipsei concurenţilor, acestea devin foarte variate, unele dintre formele carnivore căpătând aspectul unor placentare fissipede (*Prothylacinus, Thylacosmilus, Borhyaena*).

Carnivorele fissipede ating apogeul în Neogenul superior (*Amphicyon, Crocuta, Felis, Machairodus* – Fig. 130-H, *Smilodon, Ursavus, Ursus* etc.).

Proboscidienii, apăruţi în Paleogenul superior al Africii, sunt acum reprezentaţi prin mastodonţi, deinotheri şi primele elefantide. Mai numeroşi sunt mastodonţii (*Gomphotherium* – Fig. 130-A, *Tetralophodon* – Fig. 130-B, *Zygolophodon* – Fig. 130-D, *Anancus* – Fig. 130-C, *Stegodon* – Fig. 130-E-F).

În Miocen, mastodonţii migrează în Eurasia de unde trec, prin istmul Behring, în America de Nord şi apoi în America de Sud. În Pliocen, mastodonţii se găsesc în toate continentele, cu excepţia Australiei şi Antarctidei. Deinotherii se cunosc printr-un singur gen – *Deinotherium* (Fig. 130-G); ei au atins cele mai mari dimensiuni printre proboscidieni. La sfârşitul Miocenului apar elefantidele

(*Primelephas*), care se vor diversifica mult în Pliocen şi Cuaternar (*Archidiskodon*).

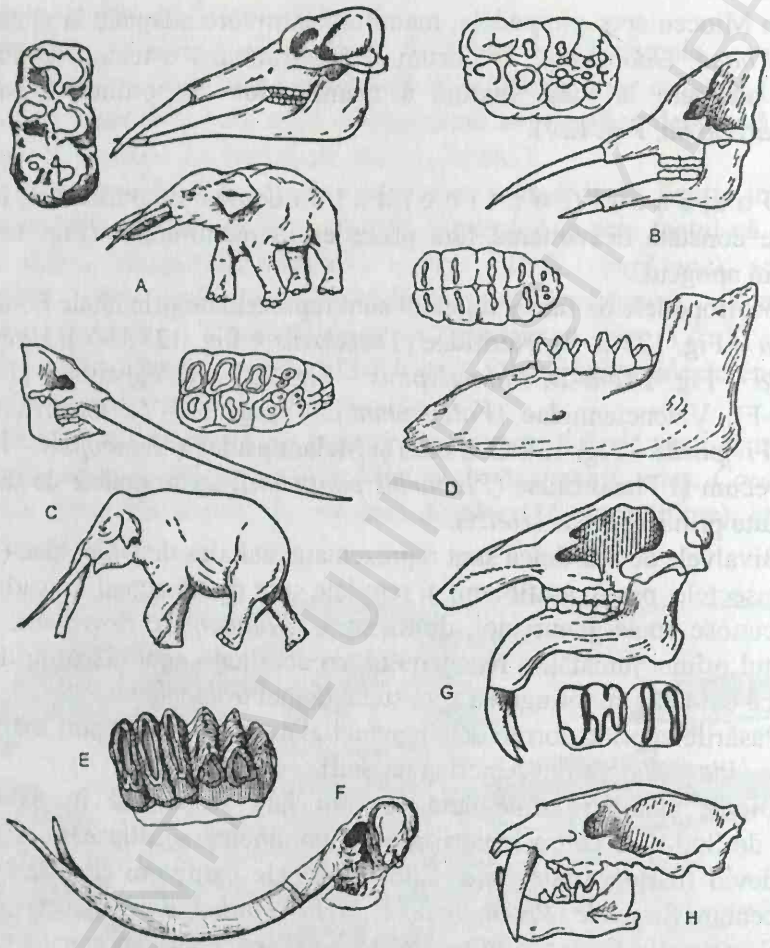


Fig. 130. Neogen. A – *Gomphotherium angustidens*; B – *Tetralophodon longirostris*; C – *Anancus arvernensis*; D – *Zygolophodon borsoni*; E – *Stegodon clifti*; F – *S. ganesa*; G – *Deinotherium giganteum*; H – *Machairodus sp.* (A-D, G, H după E. Saulea, 1967; E, F după N. Tătărâm, 1984).

Dintre perissodactile, rhinocerotidele ating apogeul în Miocenul superior (*Aceratherium, Rhinoceros* – Fig. 131-A, *Dicerorhinus* – Fig. 131-B). Equidele continuă evoluția în America de Nord (*Merychippus* – Fig. 131-C, *Pliohippus, Hipparion* – Fig. 131-D, *Equus*), realizând monodactilia funcțională apoi anatomică. În Europa apare genul *Anchitherium*, în Miocen, din genul *Miohippus* migrat din America de Nord în Miocenul inferior. Genul *Hipparion*

se răspândește din America de Nord în Eurasia și Africa. Dintre perisodactile, în Neogen sunt răspândiți, în Eurasia, chalichotherii (*Chalicotherium*), forme aberante cu membrele anterioare mai lungi decât cele posterioare și copitele cu conformația unor gheare.

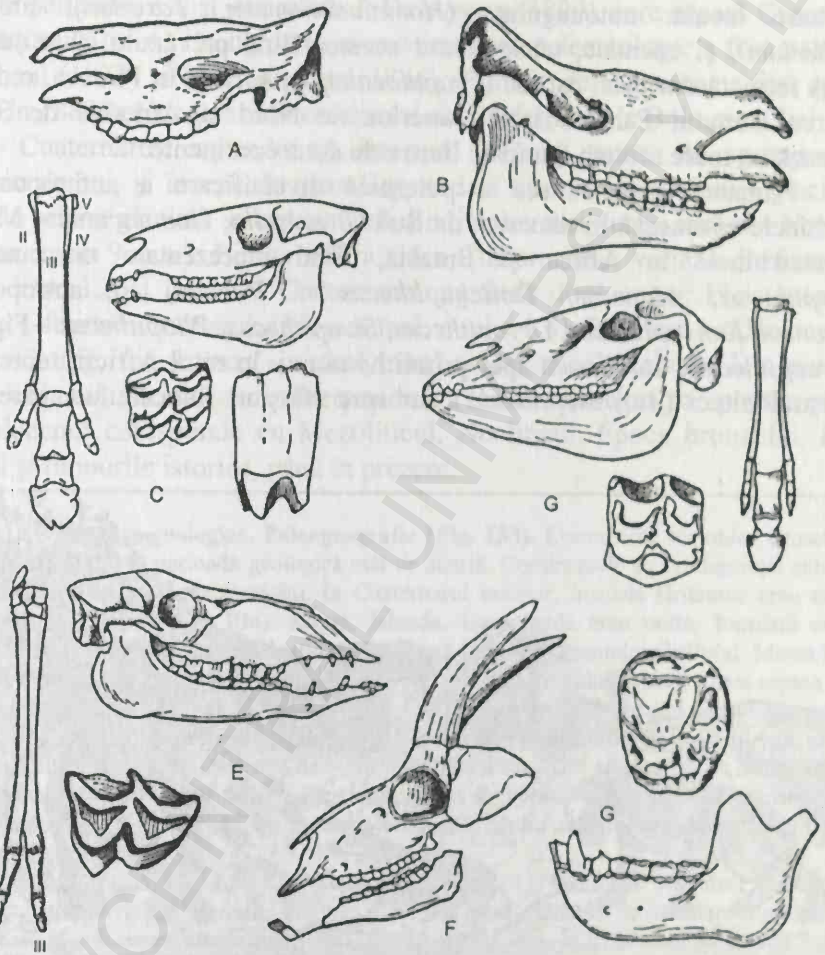


Fig. 131. Neogen. A – *Rhinoceros leptorhinus*; B – *Dicerorhinus schleiermacheri*; C – *Merychippus sp.* D – *Hipparion gracile*; E – *Procamelus gracilis*; F – *Gazella brevicornis*; G – *Pliopithecus sp.* (după E. Saulea, 1967).

Artiodactilele sunt numeroase, variate și mai evoluate decât strămoșii lor din Paleogen. Se cunosc Suidae (*Listriodon*, *Sus* – Miocen), Hippopotamidae (*Hippopotamus* – Pliocen), Camelidae (*Procamelus* – Fig. 131-E, *Alticamelus*), primele Cervoidea (Palaeomerycidae: *Palaeomeryx*, *Procervulus* – Miocen;

BCU "LUCIAN BLAGA" CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Dromomerycidae: *Cranioceras* – Pliocen; Cervidae: *Capreolus, Axis*), Bovidae (*Gazella* – Fig. 131-F, *Tragocerus* – Miocenul superior; *Parabos, Leptobos* – Pliocen). În Miocen s-au produs migrații de cervide din Europa spre America de Nord și migrații de girafide, urși, hiene din India spre Arabia și nordul Africii.

În America de Sud fauna neogenă cuprinde grupe de copitate cu dezvoltare locală: notoungulate (*Homalodotherium, Toxodon*), litopterne (*Toatherium*), și edentate, unele dintre acestea fiind prevăzute cu o carapace dorsală formată din plăci osoase (*Propalaeohoplophorus*). În Pliocen, o dată cu formarea istmului Panama între America de Nord și America de Sud se realizează un mare schimb faunistic între cele două continente.

Primatele înregistrează o puternică diversificare a anthropoideelor. Platyrhinele evoluează în America de Sud (*Branisella, Homunculus* – Miocen) iar catarrhinele în Africa și Eurasia, fiind reprezentate de cinomorfe (*Mesopithecus, Macacus, Dolichopithecus* – Pliocen) și antropomorfe (*Proconsul, Kenyapithecus, Dryopithecus, Sivapithecus, Pliopithecus* – Fig. 131-G, *Oreopithecus*). În Pliocen apar primii hominini, în estul Africii, reprezentați de australopiteci (*Australopithecus*), iar spre sfârșitul Pliocenului apare genul *Homo*.

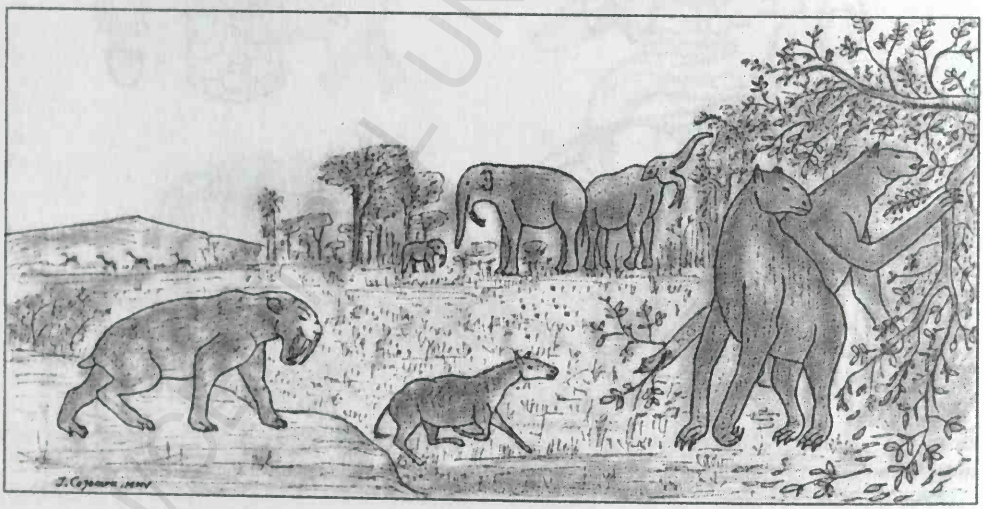


Fig. 132. Viața în Neogen. Neogenul a fost supranumit și epoca de aur a mamiferelor. În imagine, o felină cu canini hiperdezvoltați, *Machairodus* (stânga) alături de diferite copitate: *Chalicotherium* (dreapta), perisodactile aberante cu membrele anterioare mai lungi decât cele posterioare și copitele modificate într-un fel de gheare; *Deinotherium* (fundal), cei mai mari proboscidieni, cu defensele situate pe mandibulă, curbată în jos; în centru, un strămoș al calului adaptat la fugă – *Merychippus* (de mărimea unui asin), tridactil dar cu sprijin pe un singur deget (degetul III, cel mai dezvoltat).

Perioada CUATERNARĂ
(-1,81 m.a. – Actual)

Denumirea de „Cuaternar" a apărut încă din secolul al XVIII-lea, când A. Werner a împărțit trecutul geologic în Primar, Secundar, Terțiar și Cuaternar. Numele perioadei a fost definit de J. Desnoyers (1829), care separă Cuaternarul de „Terțiarul" lui A. Brongniart, iar conținutul ei paleontologic a fost stabilit de H. Rebaul (1833) și H. B. Geinitz (1846). Numele de Cuaternar a fost aprobat oficial în 1888 la Congresul Internațional de Geologie de la Bologna – Italia.

Cuaternarul cuprinde un interval de timp scurt, de aproape două milioane de ani, și începe, în sens larg, o dată cu instalarea ultimei glaciațiuni (primele semne glaciare se cunosc însă din timpuri mai vechi, încă din Neogenul superior, acum 9 m.a.). Limita inferioară a Cuaternarului variază, în funcție de autori, între 1,8 și 2,6 m.a. Cuaternarul cuprinde două epoci: Pleistocen (gr. *pleistos* – foarte numeros; *kainos* – actual, nou) (-1,81–0,01 m.a.) și Holocen (gr. *holos* – întreg, tot; *kainos* – actual, nou) (-0,01 m.a.– Actual). Din punct de vedere cultural, Pleistocenul corespunde cu *Paleoliticul* (prima epocă a pietrei) iar Holocenul corespunde cu Mezoliticul, Neoliticul, Epoca bronzului, Epoca fierului și timpurile istorice, până în prezent.

Evenimente geologice. Paleogeografie (Fig. 133). Evenimente tectonice deosebite nu pot fi semnalate într-o perioadă geologică atât de scurtă. Continentele au configurația actuală cu unele deosebiri privind linia țărmului. În Cuaternarul inferior, Insulele Britanice erau unite cu Franța (Tamisa se vărsa în Rin). Scoția, Islanda, Groenlanda erau unite, formând un prag continental în nordul Oceanului Atlantic, ca o barieră în calea Curentului Golfului. Marea Baltică și o parte a Mării Nordului nu existau în prima parte a Cuaternarului. Marea Roșie separa Africa de Asia (nu era format Istmul Suez). Tot în Cuaternarul inferior uscatul egean s-a prăbușit, realizându-se legătură dintre Marea Mediterană și Marea Neagră. În Pleistocenul superior s-au stabilit legături între Asia și America de Nord, fapt care a favorizat amestecuri de faună între cele două continente. Tot în Pleistocen, la începutul său, se încheie formarea Istmului Panama, care a permis realizarea unui mare schimb faunistic între cele două Americii, mai ales din America de Nord spre America de Sud.

Clima în Cuaternar este rece, glaciară. Prin răcirea și încălzirea periodică a temperaturii Globului, ghețurile polare și alpine înaintau și se retrăgeau. Etapele de înaintare a ghețurilor se numesc *faze glaciare* iar cele de retragere – *faze interglaciare*. În Pleistocen au existat șase faze glaciare alpine principale – Biber, Donau, Günz, Mindel, Riss și Würm, separate prin faze interglaciare. În fazele reci s-au format în regiunile arctice ale continentelor calote glaciare enorme, care s-au extins până în sudul Scandinaviei, sudul Siberiei, sudul Canadei; calote mai restrânse au apărut și în Emisfera Sudică (Patagonia, Noua Zeelandă). Calotele glaciare pleistocene au acoperit o suprafață de peste 15000000 km^2, până la latitudini de 40°, între Atlantic și Pacific. Ghețarii montani s-au instalat în zonele înalte (la peste 2000 m altitudine) din Pirinei, Alpi, Carpați, Caucaz, Pamir, Tian Șan, Himalaya, Cordilieri etc. În Emisfera Sudică s-au instalat ghețari în unele zone montane din sudul Americii de Sud, sudul Africii, sud-estul Australiei, Tasmania și Noua Zeelendă. Fazele calde, interglaciare, au provocat retragerea ghețarilor, care au lăsat în urmă morene, lacuri și turbării, precum și creșterea nivelului oceanelor. Topirea ghețurilor

a fost însoțită de o puternică evaporare și, în consecință, volumul precipitațiilor a crescut enorm, ducând la ploi violente și mari inundații provocate de râuri.

Holocenul corespunde cu ultimul postglaciar și reprezintă, probabil, un interglaciar. Dacă în prezent ghețarii ocupă 10% din suprafața uscatului, în Pleistocen ghețarii ocupau 32% din aceasta. În timpul maximului glaciar din Würm (acum 18000 ani), nivelul mării a fost mai scăzut cu cel puțin 85 m față de cel actual. În zonele calde din Africa, fazelor glaciare din Nord le-au corespuns faze pluviale (în Sahara clima era caldă, umedă și creșteau păduri de chiparoși). Mici oscilații climatice au avut loc și în Holocen. Glaciațiunea cuaternară a exercitat o puternică influență asupra viețuitoarelor, producând extincția multor specii sau speciația, prin izolare sau migrare, a altora.

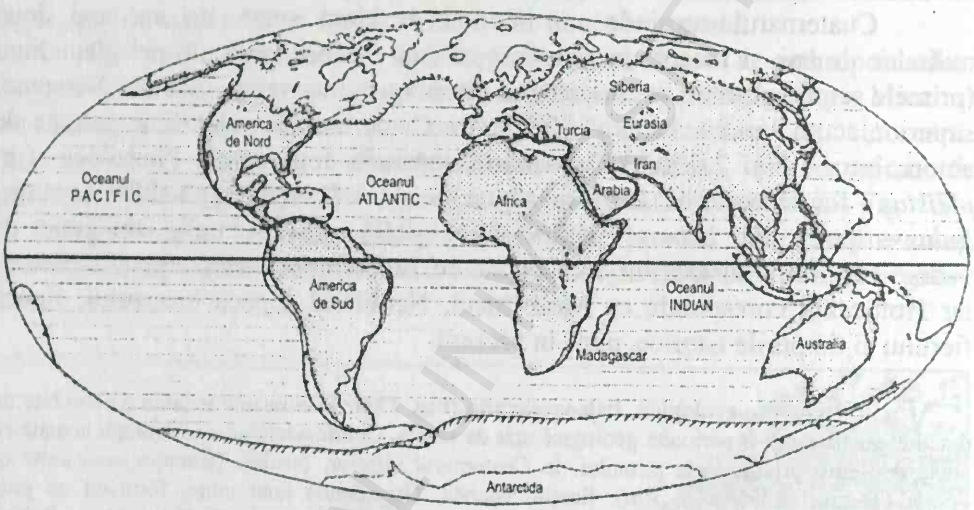


Fig. 133. Pleistocen superior. Reconstituire paleogeografică pentru acum 18000 ani, în timpul ultimului maxim glaciar (după C. R. Scotese, 2002).

Viața în Cuaternar

În această scurtă perioadă geologică flora și fauna prezintă în mai mică măsură succesiuni evolutive de specii sau apariția de grupe noi. În schimb, din cauza alternanței fazelor reci, glaciare, cu faze mai calde, interglaciare, s-au înregistrat deplasări pe direcția nord-sud a unor asociații floristice și faunistice, o serie de speciații și numeroase extincții. După ultima fază glaciară, florele și faunele au ocupat regiunile în care se găsesc astăzi.

Flora

În Pleistocen s-au dezvoltat asociații vegetale specifice unor climate diferite: de tundră, de stepă rece, de pădure temperată și cald (Fig. 134).

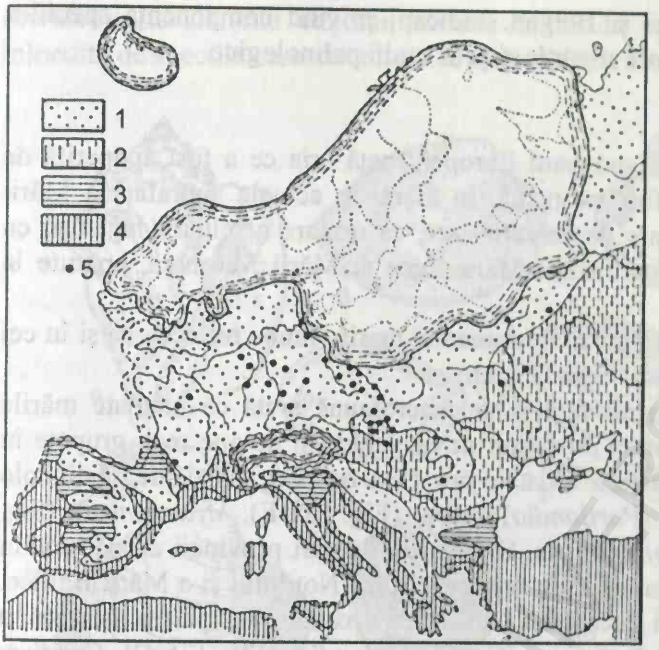


Fig. 134. Repartiția florei în timpul glaciației Vistula în Europa (50000 ani BP) (după J. Budel, W. Soergel și M. Gromova, din R. Brinkmann, 1966, în N. Tătărâm, 1984). 1 – tundră; 2 – stepă și pădure de stepă; 3 – pădure de conifere; 4 – pădure de foioase; 5 – zăcăminte cu resturi de *Ovibos moschatus*.

Asociația de tundră. În timpul fazelor glaciare, asociația de tundră era presărată cu mlaștini și turbării și se întindea, în Europa, între calotele glaciare scandinave și Alpi, având o lățime de 300-500 km. Speciile vegetale mai importante sunt următoarele: *Dryas octopetala* (argința) (Fig. 136-D), *Salix polaris* (Fig. 136-C), *S. herbecea* (Fig. 136-B) (sălcii pitice), *Betula nana* (Fig. 136-A) (mesteacăn pitic), *Artemisia campestris*, *A. pontica*, (pelinuri), muscinee (*Hypnum*, caracteristic astăzi Groenlandei și Laponiei). Astăzi aceste specii se găsesc în regiunile polare cu climat boreo-arctic, cu temperatura medie anuală de 12°C sau în regiunile montane la altitudini ridicate.

Asociația de stepă rece. Este reprezentată de specii precum: graminee, *Pinus silvestris, Picea abies (=P. excelsa), Betula pubescens*, muscinee; în perioadele glaciare stepa rece a ajuns până aproape de regiunile mediteraneene.

Asociația de pădure temperată. Este constituită din *Fagus sylvatica, Quercus robur* (Fig. 136-F), *Q. sessiliflora, Carpinus betulus, Tilia platyphyllos, Ulmus, Corylus avellana, Alnus glutinosa* (Fig. 136-E), *Abies*; în timpul fazelor reci glaciare ea a coborât până în părțile sudice ale Europei.

Asociația de climat cald. Această asociație este în prezent localizată în regiunile subtropicale; ea cuprinde o serie de elemente termofile: *Vitis vinifera, Hedera helix, Rhododendron ponticum* (Fig. 136-G), *Buxus sempervirens, Acer monspessulanum, Magnolia, Liriodendron, Taxodium, Taxus baccata, Salvinia natans*. În fazele interglaciare, mai calde, această asociație a avansat spre nord

până în câmpia Germaniei şi Belgiei. Indicaţii privind componenţa speciilor floristice şi repartiţia acestora se obţin şi prin studii palinologice.

Fauna

În Pleistocenul din sud-estul Europei, toată aria ce a fost acoperită de depozite mio-pliocene a fost exondată, în afară de actuala suprafaţă a Mării Negre şi Mării Caspice care devin salmastre, ca urmare a reluării legăturii cu Marea Mediterană prin intermediul Mării Egee şi Mării Marmara, apărute la sfârşitul Pliocenului.

Domeniul marin. În domeniul marin, fauna reflectă, ca şi în cel continental, variaţiile climatice din Cuaternar.

Asociaţiile de foraminifere şi de macrofaună arată că în toate mările Globului se găsesc succesiuni de specii de ape calde şi de ape reci, grupate în cadrul unor provincii faunistice. Există o *provincie arctică*, astăzi situată dincolo de Capul Nord, cu *Yoldia (Portlandia) arctica* (Fig. 135-E), *Mya truncata* (Fig. 135-F), *Pholas (Zyphraea) crispata*. Elementele acestei provincii au pătruns în două momente în Cuaternar până în regiunea Mării Nordului şi a Mării Baltice. *Provincia boreală*, astăzi localizată în Marea Nordului şi partea nordică a Oceanului Atlantic, cuprinde *Arctica (Cyprina) islandica* (Fig. 135-D), *Cardium edule*, *Lucina borealis* (Fig. 135-H), *Buccinum undatum*, *Littorina littorea* (Fig. 135-I), *Trichotropis borealis* (Fig. 135-K). Elementele acestei provincii au pătruns în perioadele reci până în regiunea Mării Mediterane.

În cazul Mării Mediterane se constată că la începutul Cuaternarului (etajul Calabrian) pătrund specii de bivalve şi de gastropode care trăiesc astăzi în nordul Oceanului Atlantic, între care *Arctica (Cyprina) islandica, Mya truncata, Chlamys islandicus, Pecten maximus, Panopea norvegica* (Fig. 135-G) (bivalve), *Buccinum undatum* (Fig. 135-J), *Littorina littorea* (gastropode) etc., precum şi foraminifere între care *Hyalinea baltica* şi *Globigerina pachyderma*. La sfârşitul Pleistocenului inferior (etajul Calabrian), când apele se încălzesc uşor, fauna boreală dispare fiind înlocuită cu una mediteraneană normală.

Un alt episod rece are loc în Pleistocenul mediu (începutul etajului Sicilian), când revine fauna de ape reci cu *Arctica (Cyprina) islandica* în asociaţie cu alte specii noi. Apoi şi această asociaţie este înlocuită cu o faună temperată normală, ca urmare a unei reîncălziri la sfârşitul etajului. În Pleistocenul superior (etajul Tyrrenian) se constată o reîncălzire a apelor care aduce în Mediterana specii de climă caldă care se întâlnesc astăzi în lungul coastei senegaleze: *Strombus bubonius* (Fig. 135-A), *Natica lactea, Tritoniden viverrata, Conus guinaicus, C. testudinarius* (gastropode), *Mytilus senegalensis, Tapes dianae* (Fig. 135-C), *T. aureus* (Fig. 135-B), *Cardita senegalensis*

(bivalve). La sfârşitul etajului, această faună de ape calde se retrage, fiind înlocuită de speciile care alcătuiesc actuala faună a Mediteranei.

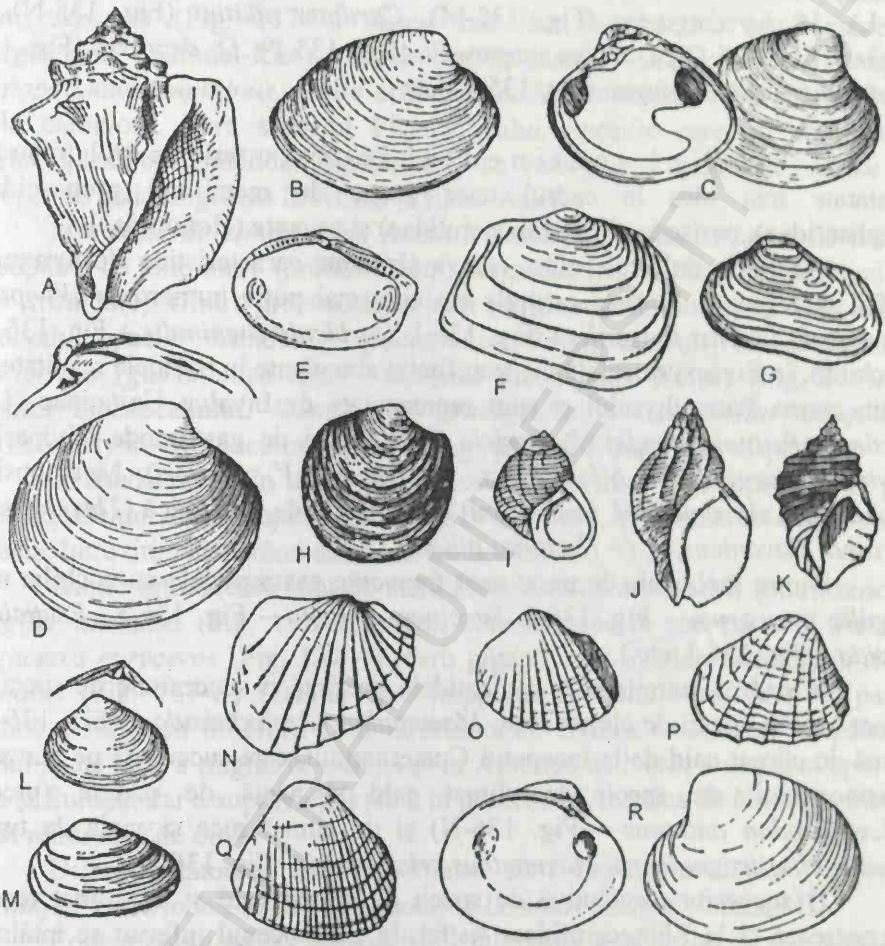


Fig. 135. Cuaternar. Faună mediteraneană. A – *Strombus bubonius*; B – *Tapes aureus*; C – *T. dianae*; **Faună marină boreală.** D – *Arctica (Cyprina) islandica*; E – *Yoldia (Portlandia) arctica*; F – *Mya truncata*; G – *Panopea (Panomya) norvegica*; H – *Lucina borealis*; I – *Littorina littorea*; J – *Buccinum undatum*; K – *Trichotropis borealis*; **Faună ponto-caspică.** L – *Mactra subcaspia*; M – *M. karabugasica*; N – *Cardium (Avicardium) nikitini*; O – *C. dombra*; P – *Didacna (Hyrcania) intermedia*; Q – *D. (Pontalmyra) depressa*; R – *Apscheronia propinqua* (A, D-F, I, J, L-R după E. Saulea, 1967; C, G, H, K după N. Tătărâm, 1984).

În Europa Orientală, în bazinele rezultate din fragmentarea Paratethysului sunt abundente faunele salmastre şi dulcicole. Aceste faune, ce se continuă din Pliocenul superior, sunt reprezentate din asociaţii de unionide,

viviparide, melanopside şi alte gastropode. În bazinul ponto-caspic persistă o parte din bivalvele Limnocardiidae pliocene, la care se adaugă, prin migraţie, unele specii sud-asiatice de ape cu salinitate scăzută: *Mactra subcaspia* (Fig. 135-L), *M. karabugasica* (Fig. 135-M), *Cardium nikitini* (Fig. 135-N), *C. dombra* (Fig. 135-O), *Didacna intermedia* (Fig. 135-P), *D. depressa* (Fig. 135-Q), *Apscheronia propingua* (Fig. 135-R) etc.

D o m e n i u l c o n t i n e n t a l. Pe uscat, o serie de evoluţii au fost constatate mai ales în cadrul unor grupe de mamifere: proboscidieni (Elephantidae), perisodactile (Rhinocerotidae) şi primate (Hominidae).

Moluştele dulcicole oferă câteva elemente caracteristice Cuaternarului. Astfel, în regiunea Europei centrale ele sunt mai puţin numeroase (*Viviparus diluvianus*, *Ancylus fluviatilis* – Fig. 136-I, *Corbicula fluminalis* – Fig. 136-H). În schimb, în Europa orientală ele sunt foarte abundente în bazinele rezultate din fragmentarea Paratethysului şi sunt reprezentate de bivalve Unionidae (*Unio pristinus, Psilunio condai, P. herjei, P. bielzi*) şi de gastropode Viviparidae (*Viviparus turgidus, V. bifarcinatus, V. hoernesi, V. zelebori*), Melanopsidae (*Melanopsis slavonica, M. soubeirani*) şi Neritidae de talie mică (*Theodoxus (= Neritina) slavonicus, T. (= Neritina) pilidei*).

Dintre moluştele de uscat sunt frecvente gastropodele cu cochilia mică (*Pupilla muscorum* – Fig. 136-J, *Succinea oblonga* – Fig. 136-K, *Fruticicola hispida* – Fig. 136-L etc.).

În cadrul mamiferelor, elefantidele prezintă o succesiune de specii de climat cald şi specii de climat rece: *Mammuthus (Archidiskodon)* (Fig. 136-M), formă de climat cald de la începutul Cuaternarului, este succedată pe parcursul Pleistocenului, de specii de climat cald şi viaţă de pădure (precum *Palaeoloxodon antiquus* – Fig. 136-N) şi de climat rece şi viaţă de tundră (*Mammuthus trogontherii, Mammuthus primigenius* – Fig. 136-O).

O succesiune evolutivă de specii de climat cald şi de climat rece se înregistrează şi la Rhinocerotidae. Astfel, în Pleistocenul inferior se întâlneşte *Dicerorhinus mercki* (de climat cald) succedat de *Dicerorhinus etruscus* (climat cald, viaţă de pădure) şi *Coelodonta antiquitatis* (Fig. 136-P) (climat rece, viaţă de stepă rece sau tundră).

Hominidele, reprezentate prin genurile *Australopithecus, Paranthropus* (Fig. 137-K) şi *Homo*, cuprind fiecare mai multe specii apărute pe parcursul Pleistocenului (Fig. 137-L-P).

Privită în ansamblu, fauna de mamifere pleistocene din Emisfera Nordică este reprezentată prin două asociaţii: o asociaţie de climat cald şi o asociaţie de climat rece. Ca şi asociaţiile floristice, acestea s-au deplasat pe direcţia nord-sud, în ambele sensuri, la fiecare modificare a climatului.

Asociația de climat cald. Era constituită din *Anancus arvernensis, Deinotherium, Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis, Palaeoloxodon antiquus,* dintre proboscidieni, *Dicerorhinus mercki, Dicerorhinus etruscus, Equus stenonis* (Fig. 137-F), *Equus caballus* (acesta din urmă apare în interglaciarul Mindel-Riss) dintre perisodactile, *Hippopotamus major, Hippopotamus amphibius,* dintre artiodactile, *Homo erectus* (Fig. 137-L-M) și unele carnivore. Spre sfârșitul Pleistocenului, speciile care au supraviețuit fazelor glaciare (camelide, hipopotami) se retrag spre regiunile sudice ale Europei de unde migrează în Africa și sudul Asiei.

Asociația de climat rece. Această asociație cuprindea fauna de tundră, cu copitate de talie mare (proboscidieni, perisodactile, artiodactile) și mamifere mici (rozătoare). Dintre proboscidieni sunt menționați: *Mammuthus trogontherii* (intervalul glaciar Mindel – glaciațiunea Riss), înlocuit cu *Mammuthus primigenius* (glaciațiunea Riss – sfârșitul glaciațiunii Würm) (Fig. 136). La sfârșitul Pleistocenului, *Mammuthus primigenius* și *Coelodonta antiquitatis* (Perissodactyla – Rhinocerotidae) se retrag spre nord, după care dispar.

Perisodactilele, în afară de Rhinocerotidae, mai sunt reprezentate prin Equidae. Genul *Equus,* apărut în America de Nord, migrează în Cuaternar în Eurasia, între timp dispărând din America de Nord.

Dintre artiodactile sunt de menționat: *Ovibos moschatus* (boul moscat), *Rangifer tarandus* (Fig. 137-C) (renul, care a ajuns în sud până în Pirinei), *Megaceros euryceros* (Fig. 137-A) (cerb gigantic din insulele Britanice), *Alces palmatus* (Fig. 137-B) (elanul, care împreună cu renul a pătruns în partea nordică a Americii de Nord și în Groenlanda). *Ovibos moschatus* a apărut în nordul Asiei apoi a migrat în Europa și în America de Nord; a dispărut apoi din Asia și Europa, dar a supraviețuit până în prezent în America de Nord (în Siberia a fost reintrodus de om).

Dintre rozătoare, mai importante sunt *Lepus variabilis* (iepurele), *Arctomys (= Marmota) bobac* (marmota) și *Lemmus lemmus* (lemingul).

Contemporan cu aceste specii, în intervalul glaciarului Riss – glaciarul Würm II, este *Homo neanderthalensis* (omul de Neanderthal) (Fig. 137-O), iar din interstadiul Würm II-III până în stadiul Würm IV este cunoscut și *Homo sapiens fossilis* (omul de Cro-Magnon (Fig. 137-P), înlocuit fiind, la sfârșitul Pleistocenului, de *Homo sapiens sapiens* – omul actual).

În cadrul celor două asociații menționate se găsesc și alte mamifere mai puțin influențate de variațiile climatice: *Ursus spelaeus* (ursul de peșteră) (Fig. 137-G), *Cervus elaphus* (cerbul euroasiatic), *Felis leo spelaeus* (leul de peșteră), *Hyaena spelea* (hiena de peșteră), *Bison priscus* (bizonul preistoric) (Fig. 137-D), *Bos primigenius* (bourul) (Fig. 137-E). Dintre carnivore, în Europa persistă *Machairodus* iar în America de Nord apare genul *Smilodon* (Fig. 137-H).

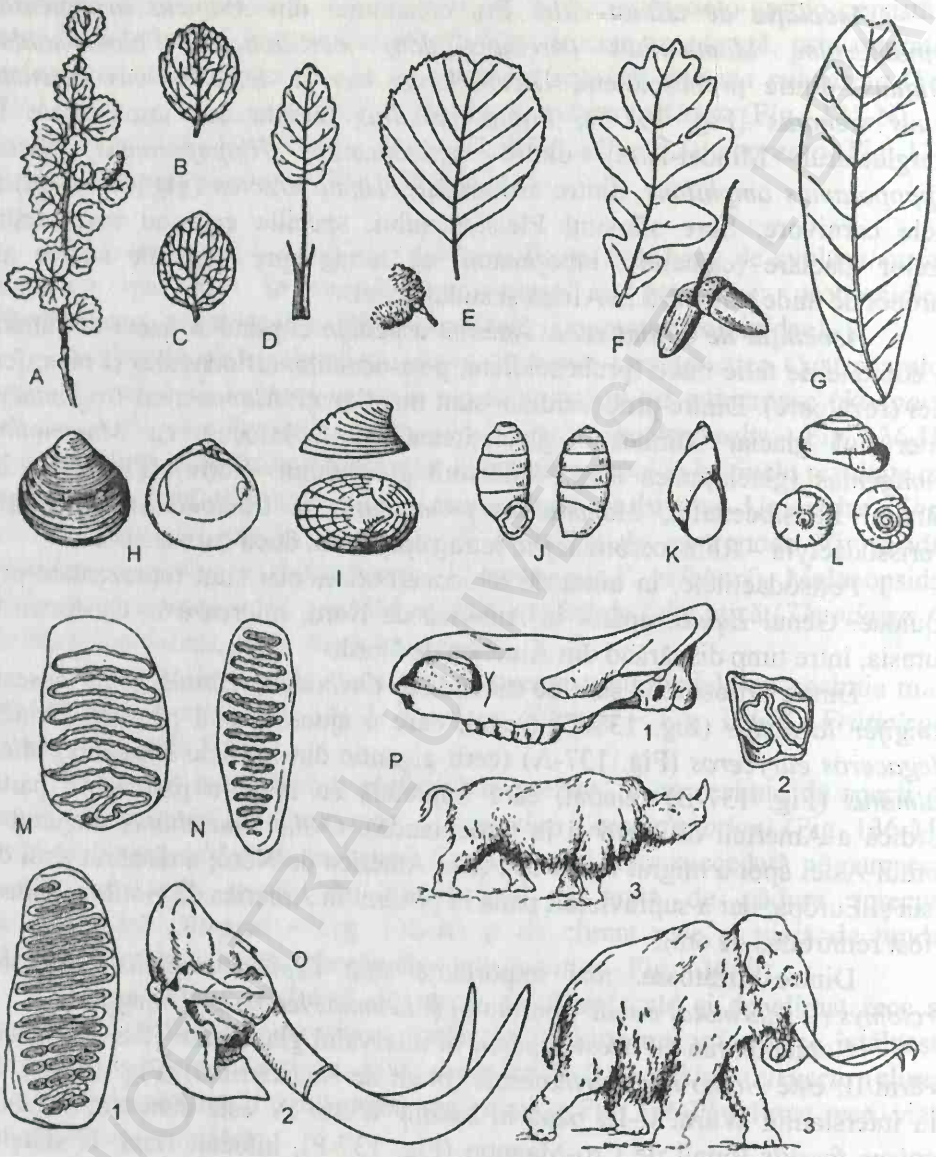


Fig. 136. Cuaternar. Floră şi faună continentală. A – *Betula nana*; B – *Salix herbacea*; C – *S. polaris*; D – *Dryas octopetala*; E – *Alnus glutinosa*; F – *Quercus robur*; G – *Rhododendron ponticum*; H – *Corbicula fluminalis*; I – *Ancylus fluviatilis*; J – *Pupilla muscorum*; K – *Succinea oblonga*; L – *Fruticicola hispida*; M – *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis*; N – *Palaeoloxodon antiquus*; O – *Mammuthus primigenius* (1 – molar; 2 – craniu; 3 - reconstituire); P – *Coelodonta antiquitatis (=Rhinoceros tichorhinus)* (1 – craniu; 2 – molar; 3 - reconstituire) (după E. Saulea, 1967).

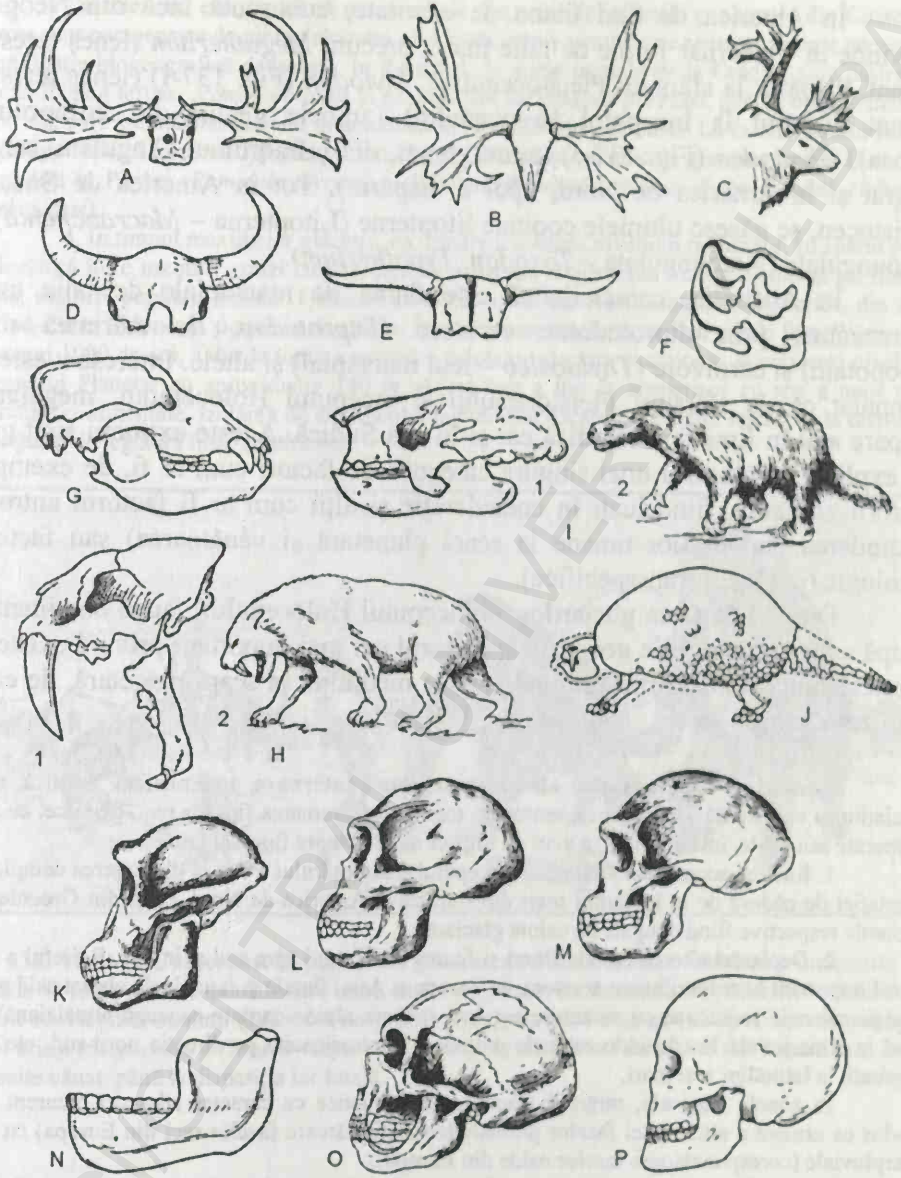


Fig. 137. Cuaternar. A – *Megaceros euryceros*; B – *Alces palmatus*; C – *Rangifer tarandus*; D – *Bison priscus*; E – *Bos primigenius*; F – *Equus stenonis*; G – *Ursus spelaeus*; H – *Smilodon sp.*; I – *Mylodon robustus*; J – *Glyptodon reticulatus*; K – *Paranthropus sp.*; L – *Homo erectus erectus*; M – *H. erectus pekinensis*; N – *H. heidelbergensis*; O – *H. neanderthalensis*; P – *H. sapiens fossilis* (A-J, N, P după E. Saulea, 1967; K-M, O după N. Tătărâm, 1984).

În America de Sud fauna de edentate, cunoscută încă din Neogen, cuprinde în Cuaternar forme de talie mare, precum *Megatherium* (leneş terestru gigant, dispărut la sfârşitul Pleistocenului), *Mylodon* (Fig. 137-I) (leneş terestru gigant dispărut la începutul Holocenului) (ambele genuri din infraordinul Pilosa), *Glyptodon* (Fig. 137-J) (tatuu gigant, din infraordinul Cingulata, care a migrat şi în America de Nord, apoi a dispărut). Tot în America de Sud, în Pleistocen, se găsesc ultimele copitate litopterne (Litopterna – *Macrauchenia*) şi notoungulate (Notoungulata – *Toxodon, Typotherium*).

În Australia, caracteristică este fauna de marsupiale de talie mare reprezentată prin diprotodonte erbivore (*Diprotodon*, de mărimea unui hipopotam) şi carnivore (*Thylacoleo* – leul marsupial) şi altele. Interesant este de semnalat că, la sfârşitul Pleistocenului şi începutul Holocenului, megafauna dispare atât în Emisfera Nordică cât şi în cea Sudică. Aceste extincţii sunt greu de explicat cu ajutorul unei singure categorii de factori cum ar fi, de exemplu, factorii climatici, fiind luaţi în consideraţie şi alţii cum ar fi factorul antropic (extinderea populaţiilor umane la scară planetară şi vânătoarea) sau factorul patologic (epidemii transspecifice).

După retragerea gheţarilor, la începutul Holocenului, fauna continentală ocupă actuala distribuţie geografică, factorul cel mai important privind existenţa acesteia fiind modificările profunde aduse mediului, la scară planetară, de către civilizaţia umană.

Consecinţe biogeografice ale glaciaţiunilor cuaternare. În Emisfera Nordică, unde glaciaţiunea cuaternară a cunoscut o amploare mai mare, alternanţa fazelor reci, glaciare, cu faze temperate sau calde, interglaciare, a avut un impact major asupra florei şi faunei:

1. Răcirea accentuată a climei la începutul Cuaternarului a dus la distrugerea completă a vegetaţiei de pădure de la latitudini mari din Eurasia şi America de Nord, ca şi din Groenlanda, regiunile respective fiind ocupate de calote glaciare.

2. Deplasări alternative ale florei şi faunei de la nord spre sud şi invers. Relieful a avut un rol important în redistribuirea acestora. În Europa şi Asia, florele şi faunele de climat cald nu au depăşit catenele muntoase cu orientare est-vest (catena alpino-carpato-caucazo-himalaiană), pe când în America de Nord, unde catenele muntoase sunt orientate pe direcţia nord-sud, ele s-au răspândit la latitudini mai mari.

În zonele tropicale, migraţii floristice şi faunistice cu caracter adeseori recurent s-au produs ca urmare a alternanţei fazelor pluviale (corespunzătoare fazelor reci din Europa) cu faze interpluviale (corespunzătoare fazelor calde din Europa).

3. Sărăcirea generală şi treptată a faunei şi florei preglaciare. Fiecare fază glaciară a dus la dispariţia unor genuri din flora Europei. În prima fază glaciară dispar: *Torreya, Liriodendron, Catalpa*. S-au menţinut până în glaciarul Mindel sau chiar Riss, *Magnolia, Pterocarya*. Persistă până în ultimul interglaciar (Riss-Würm): *Thuja, Brassenia*.

Genuri de conifere cu mare răspândire în Emisfera Nordică în Terţiar, inclusiv în Europa, s-au conservat numai în America de Nord (*Sequoia, Taxodium*) sau Asia Orientală (*Metasequoia, Glyptostrobus*). În general, florele pleistocene nu au mai variat în timp prin modificarea componentelor lor taxonomice, ci prin modificarea distribuţiei lor spaţiale.

Caracteristic este faptul că numeroasele dispariții de vegetale și animale din Cuaternar nu mai sunt compensate de nici o înlocuire ulterioară, motiv pentru care relictele terțiare prezintă o semnificație biogeografică deosebită. În România, în apele termale de la Oradea, s-au păstrat ca relicte, lotusul terțiar, *Nymphaea lotus* și gastropodul *Melanopsis pareyssi*, gen de origine marină, tropicală, care s-a adaptat la viață în apa dulci la sfârșitul Mesozoicului. La Ischia (nordul Italiei) se găsește relictul tropical *Cyperus polystachyus*. De asemenea, unicele gesneriacee din Europa s-au păstrat în Pirinei (*Ramonda myconi*) și Balcani (*Ramonda serbica, R. heldreichii, Haberlea rhodopensis*).

4. În timpul maximelor glaciare, ca urmare a scăderii nivelului oceanului, au apărut punți de legătură între uscaturi astăzi izolate, fapt ce a permis răspândirea multor elemente de floră și faună, inclusiv populații umane. Oamenii au trecut astfel din Asia Centrală în America, din Asia de Sud-Est în Indonezia și apoi în Australia. Încălzirea rapidă după ultimul val de frig (Würm IV), în numai 1000 de ani, a dus la topirea masivă a calotelor glaciare și alpine și la creșterea nivelului Oceanului Planetar cu aproximativ 140 m. Acest fapt a dus la acoperirea cu ape a unor mari suprafețe continentale, izolarea de continent a numeroase uscaturi, devenite insule, și la dispariția unor punți de legătură între continente.

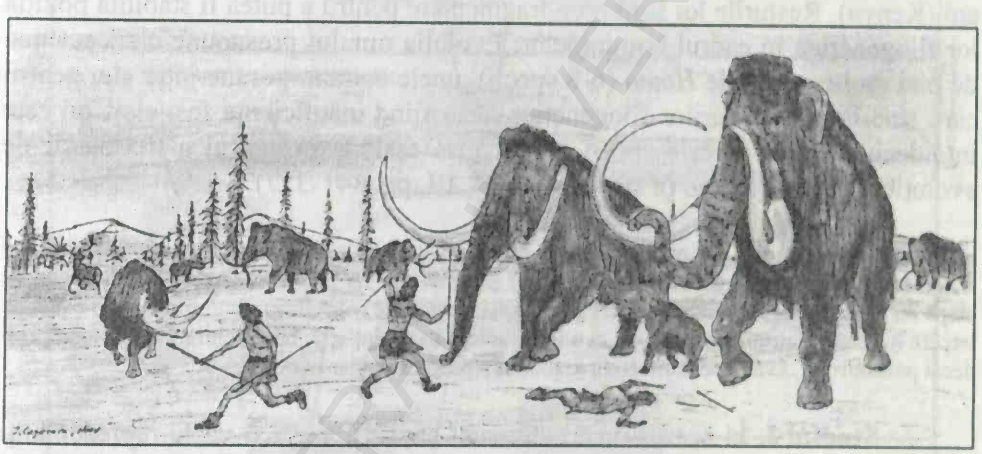


Fig. 138. Viața în Cuaternar. În perioadele glaciare ale Pleistocenului, întinderile înzăpezite din Eurasia au fost populate de mamifere mari, astăzi dispărute. La limita dintre pădurile de conifere și tundră conviețuiau mamuți (*Mammuthus primigenius*), rinoceri blănoși (*Coelodonta antiquitatis*), cerbi uriași (*Megaceros*). Omul a viețuit zeci de mii de ani alături de aceste mari mamifere, unele devenite vânat, până la dispariția lor totală.

ORIGINEA ŞI EVOLUŢIA OMULUI

Stadii ale evoluţiei umane (Fig. 139). Genul *Homo* a apărut acum aproximativ 2,6 m.a. în estul Africii. În general, se consideră că genul *Homo* derivă dintr-o formă de australopitec. Australopitecinele sunt cuprinse în trei genuri: *Ardipithecus*, *Australopithecus* şi *Paranthropus*.

Mai recent, speciile pliocene de hominini care se consideră că aparţin unui grup monofiletic sunt incluse în genul *Praeanthropus*, separat de *Australopithecus* propriu-zis (cu speciile *P. africanus*, *P. anamensis* şi *P. afarensis*) (Strait *et al*, 1997; Wood şi Collard, 1999; Cameron, 2003).

Cei mai vechi hominini preaustralopitecini cunoscuţi sunt *Sahelanthropus*, vechi de 6-7 milioane de ani (Ciad), şi *Orrorin*, vechi de 6 milioane de ani (Kenya). Resturile lor sunt prea fragmentare pentru a putea fi stabilită poziţia lor filogenetică în cadrul hominidelor. Evoluţia omului presupune o succesiune de mai multe specii de *Homo* (6-8 specii), unele contem-porane între ele, pentru care stabilirea raporturilor filogenetice, dată fiind insuficienţa fosilelor, nu este întotdeauna clară. Aceste specii se pot însă eşalona în cadrul a trei stadii de evoluţie a genului *Homo* (a se vedea şi vol. III, pg. 341-357).

În mod tradiţional, evoluţia umană a fost separată în trei etape: *arheantropi* (*H. habilis-H. erectus*); *paleantropi* (*H. neanderthalensis*) şi *neantropi* (*H. sapiens*). Această succesiune de etape nu mai este de actualitate din cel puţin două motive: 1. paleantropii nu reprezintă o etapă de trecere între arheantropi şi neantropi, ci o linie închisă în evoluţie; 2. neantropii nu sunt mai recenţi decât paleantropii, având vechimi comparabile sau putând fi chiar mai vechi.

Stadiul I. În acest prim stadiu sunt cuprinşi cei mai vechi reprezentanţi care pot fi atribuiţi genului *Homo*. Cele mai vechi fosile umane au fost încadrate în speciile *Homo rudolfensis* şi *Homo habilis,* care au trăit în intervalul 2,6-1,6 m.a. Noi descoperiri făcute la Olduvai Gorge par a sugera că *habilis* şi *rudolfensis* reprezintă însă aceeaşi specie.

Cel mai vechi om, *rudolfensis/habilis*, ar putea deriva din *Praeanthropus* (=*Australopithecus) anamensis* (4,1-4,2 m.a.), un australopitec gracil cu mandibula de tip simian, dar cu membre ce indică postura şi locomoţia bipedă. În anul 1999, descoperirea unui nou australopitec în Etiopia, *Australopithecus garhi,* deschide o nouă perspectivă în privinţa originii omului. *Australopithecus garhi*, vechi de 2,5 m.a., face parte din grupul australopitecilor gracili, fiind apropiat de *Australopithecus africanus*. În situl în care acesta a fost descoperit au fost găsite oase de animale cu urme de tăieturi şi lovituri ce indică o posibilă procesare a acestora cu ajutorul unor unelte. Având în vedere vechimea, locaţia, trăsăturile scheletului şi posibila capacitate de a produce unelte, *Australopithecus garhi* reprezintă un posibil precursor al genului *Homo*.

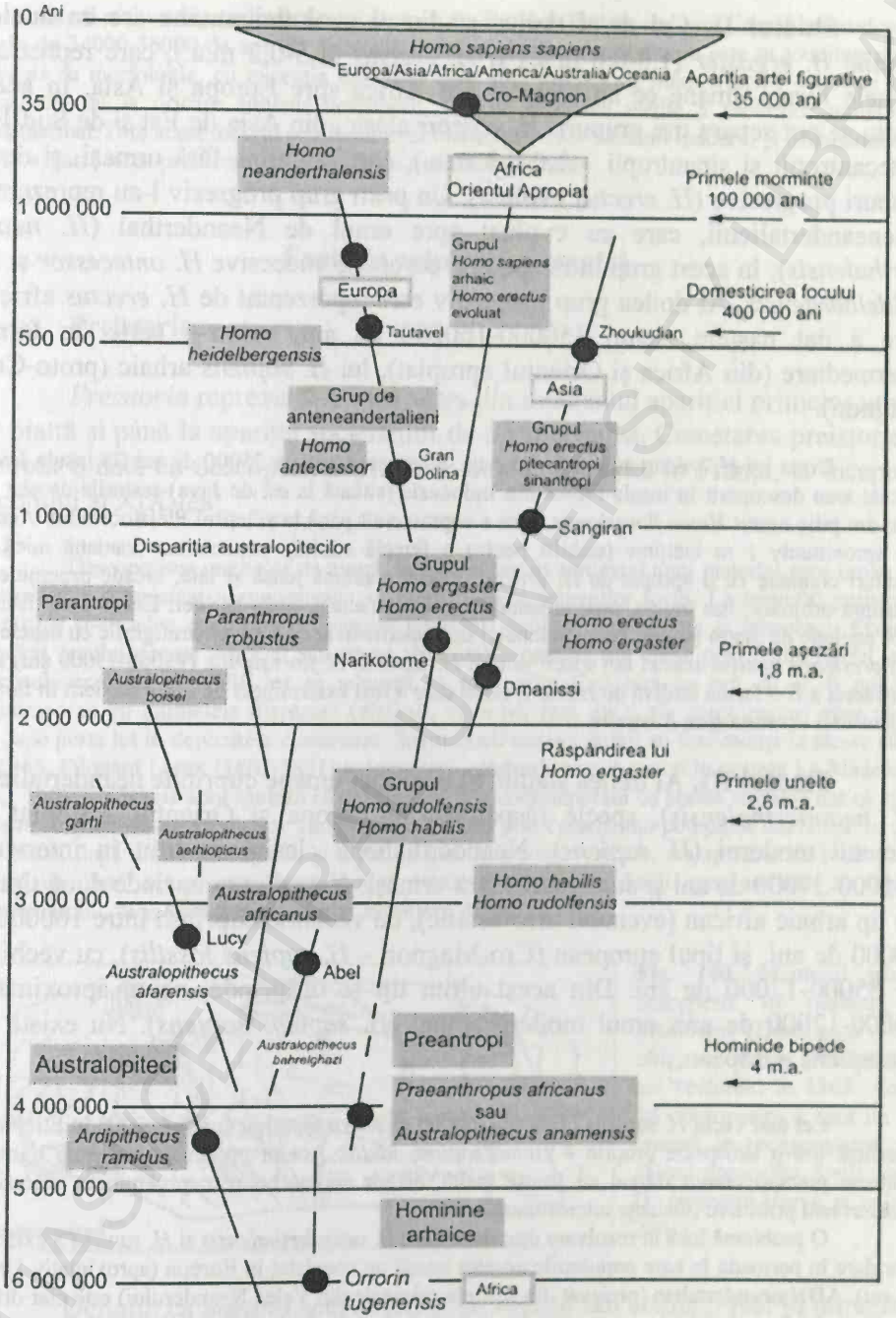


Fig. 139. Evoluția hominidelor (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001, modificat).

Stadiul II. Cel de-al doilea stadiu al evoluției umane are ca nucleu speciile *H. ergaster* (1,8-0,6 m.a.) și *H. erectus* (1,5-0,2 m.a.), care reprezintă primele forme umane ce au emigrat din Africa spre Europa și Asia. În acest stadiu se pot separa trei grupuri: *H. erectus* clasic, din Asia de Est și de Sud-Est (pitecantropii și sinantropii – 1,0-0,3 m.a.), care s-a stins fără urmași, și două grupuri progresive (*H. erectus* evoluat). Un prim grup progresiv l-au reprezentat anteneandertalienii, care au evoluat spre omul de Neanderthal (*H. neanderthalensis*); în acest grup intră speciile europene succesive *H. antecessor* și *H. heidelbergensis*. Al doilea grup progresiv este reprezentat de *H. erectus* african care a dat naștere, acum 150000-160000 de ani, printr-o serie de forme intermediare (din Africa și Orientul apropiat), lui *H. sapiens* arhaic (proto-Cro-Magnon).

Urma lui *H. erectus* se pierde, în Asia, acum aproximativ 25000 de ani (în insula Java). Recent s-au descoperit în insula Flores din Indonezia (situată la est de Java) resturile osoase ale unui om pitic numit *Homo floresiensis*, care a supraviețuit până la sfârșitul Pleistocenului. Acesta are aproximativ 1 m înălțime (stabilit pentru o femelă adultă), capacitatea craniană mică, și trăsături craniene ce îl apropie de *H. erectus*: calotă craniană joasă și lată, arcade proeminente deasupra orbitelor, nas îngust, proeminența trăsăturilor faciale, lipsa bărbiei. Există încă discuții dacă uneltele de piatră (sulițe, lame, pumnale) descoperite în același nivel stratigrafic cu oasele lui *H. floresiensis* aparțin acestei noi specii sau lui *H. sapiens*. *H. floresiensis* (95000-13000 ani) este considerat a fi o formă tardivă de *Homo erectus* care a fost exterminată de omul modern în timpul expansiunii acestuia spre Australia.

Stadiul III. Al treilea stadiul al evoluției umane cuprinde neandertalienii (*H. neanderthalensis*), specie răspândită în Europa și Orientul Apropiat, și oamenii moderni (*H. sapiens*). Neanderthalienii clasici au trăit în intervalul 135000-27000 de ani și au dispărut fără urmași. *H. sapiens* cuprinde două tipuri: un tip arhaic african (eventual afro-asiatic), cu vechime cuprinsă între 160000 și 50000 de ani, și tipul european (Cro-Magnon – *H. sapiens fossilis*), cu vechime de 35000-12000 de ani. Din acest ultim tip se desprinde, acum aproximativ 10000-12000 de ani, omul modern actual (*H. sapiens sapiens*). Nu există un presapiens european.

Cel mai vechi *H. sapiens* (154000-160000 de ani) a fost descoperit în 2003 în Etiopia, și clasificat într-o subspecie proprie – *Homo sapiens idaltu*. Acesta prezintă o serie de trăsături moderne precum craniu rotund cu frunte înaltă, arcade supraorbitare neproeminete, alături de trăsături mai primitive (distanța interorbitară mare).

O problemă încă în rezolvare este dacă între *H. neanderthalensis* și *H. sapiens* a existat o hibridare în perioada în care populațiile acestor specii au coexistat în Europa (aproximativ 10000 de ani). ADN neandertalian (prelevat din fosilele originale din Valea Neanderului) este clar diferit de cel al oricărei populații umane actuale, ca și față de cele două probe prelevate de la omul de Cro-Magnon. Unele descoperiri paleoantropologice recente sugerează însă posibilitatea unei anumite încrucișări între *Homo sapiens* și neanderthalieni. În anul 2002 a fost descoperit în

România cel mai vechi craniu de *Homo sapiens* din Europa (Peştera cu oase, Carpaţii de sud-vest), vechi de 34000-36000 de ani (E. Trinkaus şi colab., 2003). Acest craniu este în totalitate de tip *sapiens* ca morfologie, cu excepţia molarilor care sunt uimitor de mari. Molarii sunt mai mari decât cei de la oricare *sapiens* descoperit, dar de mărimea medie a molarilor omului de Neanderthal. Este acest individ rezultatul unei încrucişări între oamenii moderni şi neandertalieni? Pentru clarificarea problemei este nevoie de mai multe dovezi.

Evoluţia culturală a omului

Preistoria

Preistoria reprezintă timpul scurs din momentul apariţiei primelor unelte de piatră şi până la apariţia societăţilor de tip sclavagist. Cercetarea preistoriei a început o dată cu descoperirea primelor unelte de piatră în Franţa, la începutul secolului al XIX-lea.

Descoperirea uneltelor de piatră, singulare sau în contextul unui material osos uman sau animalier, a determinat *recunoaşterea vechimii reale* a oamenilor fosili. La triumful preistoriei ştiinţifice şi-au adus contribuţia conjugată numeroşi geologi, antropologi şi arheologi. Evoluţia gândirii omului despre propriul său trecut ancestral a parcurs trei etape principale. Astfel, spre sfârşitul secolului al XVIII-lea se admitea în mod oficial că nici un om nu ar fi putut fi contemporan cu animalele dispărute (elefanţi, rinoceri, reni etc.), ale căror resturi erau găsite aproape peste tot în depozitele cuaternare. Susţinătorii acestei opinii au fost reduşi la tăcere când, în 1863, Edouard Lartet (1801-1871) a descoperit celebrul mamut gravat în peştera La Madeleine (Fig. 140). S-a admis apoi ipoteza că oamenii au fost contemporani cu aceste animale dar că ei nu puteau fi strămoşii noştri direcţi, fiind separaţi de noi prin cataclismul potopului universal. În cele din urmă, după multe descoperiri şi lupte cu gândirea conservatoare, s-a ajuns să se recunoască faptul că omul actual este descendentul direct al oamenilor fosili care au trăit în timpul Cuaternarului, în acelaşi timp cu marile mamifere dispărute.

Fig. 140. Mamutul gravat descoperit în peştera La Madeleine (Dordogne) (Paleolitic superior – 16000-10000 ani vechime) în 1863. Această descoperire a avut un rol crucial în recunoaşterea vechimii oamenilor fosili (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

Definim ca *unealtă* acel obiect brut, retuşat sau confecţionat în întregime destinat unei utilizări de lungă durată, în legătură cu necesitatea de a satisface o serie de nevoi vitale, precum obţinerea şi procesarea hranei, pregătirea

adăpostului, confecționarea veșmintelor etc. Acele unelte care au avut ca utilitate vânătoarea, atacul sau apărarea au devenit *arme*.

Prin definiția uneltei dată mai sus încercăm să deosebim „adevăratele unelte" și anume cele produse de mâna omului, de așa-zisele unelte folosite de diferite animale pentru a rezolva o problemă de moment. De exemplu, cimpanzeii folosesc paie pentru a captura termite (fapt observat și la unele păsări), bețe pentru a doborî un fruct sau pietre pentru a sparge fructele tari. Aceste obiecte însă nu sunt păstrate în perspectiva reutilizării lor, nu sunt retușate pentru a le crește eficacitatea, și nu sunt folosite la producerea altor unelte. Uneltele, pentru a fi folosite, trebuie mai întâi create. Tehnica după care omul a creat unelte s-a transmis din generație în generație ca bun cultural, și a fost mereu perfecționată. Or, în cazul altor animale se constată doar o folosire temporară a unor obiecte adecvate unei situații, dar nu se poate vorbi de crearea de obiecte cu un scop bine definit (definirea unui scop necesită o activitate nervoasă superioară pe care o manifestă doar omul). Utilizarea accidentală sau voluntară a acestor obiecte (uneori prin învățare de la părinți) nu răspunde unor nevoi directe ale comunității, ci doar unor nevoi individuale. Maimuțele pot perfecționa într-o măsură foarte mică obiectele care le sunt utile într-un anumit scop (hrănire, apărare, atac) și, ceea ce este mai caracteristic, le părăsesc după întrebuințare, ca și copiii mici.

Această abilitate voluntară, inventivă sau învățată, a unor animale de a folosi obiecte în încercarea de a rezolva o problemă imediată reprezintă însă calea naturală prin care s-a ajuns la crearea uneltelor de către om. Privind lucrurile în acest fel, se poate conchide că singura ființă care a produs și produce unelte este omul (producerea de unelte rudimentare de piatră de către australopiteci nu este certă).

În timpul dezvoltării culturale a omului s-au succedat mai multe *tehnologii* sau *industrii* de producere a uneltelor, care au stat la baza diverselor *culturi* preistorice și istorice. Primele unelte cunoscute au fost cele de piatră. Piatra, un material dur, a fost întotdeauna peste tot răspândit și ușor de găsit. Este posibil ca și alte materiale accesibile, precum lemnul, să fi fost utilizate din primele etape ale preistoriei dar acestea nu s-au putut păstra. Perioada de circa 2,5 milioane de ani, până acum câteva milenii, în care singurul sau principalul material pentru producerea uneltelor a fost piatra, este numită *epoca de piatră* iar industriile care o caracterizează – *industrii litice*.

Piatra preferată de omul preistoric pentru producerea de unelte a fost *silexul* (cremenea). Silexul este o varietate de silice care prezintă două calități importante: 1. este dur și 2. este capabil ca prin lovire cu altă piatră să se desfacă sub formă de pene ascuțite și cu marginile tăioase. Alte roci prelucrate au fost cuarțitul, gresia sau, în regiunile vulcanice, obsidianul (varietate de sticlă vulcanică).

Evoluția industriilor litice

Primele obiecte utilizate ca unelte au fost, probabil, pietrele de râu gata șlefuite și ușor de ținut în mână. Acestea puteau servi la lovit, zdrobit sau spart. Încă de la începutul utilizării obiectelor dure, în special pentru procurarea hranei,

s-a simțit nevoia de a tăia, sfâșia, zgâria, apoi de a perfora. În curând, piatra aleasă pentru lovit va fi lovită la rândul ei cu o altă piatră dură pentru a se obține margini tăioase sau vârfuri ascuțite cu utilizare tot mai largă. Astfel, acum aproximativ 2,5 milioane de ani a apărut prima cultură litică numită *cultura de prund* („peble culture" sau „cultura galeților amenajați"). Sunt necesare două pietre: una joacă rol de percutor iar cealaltă primește șocurile. Șocul este aplicat pe una din margini perpendicular pe suprafață, făcând să se desprindă o *așchie* ce lasă pe piatră un tăiș ascuțit. Două-trei așchieri succesive dau un tăiș mai lung și mai sinuos. Aplicată pe o singură față, operația dă naștere unui *chopper*, pe ambele fețe – unui *chopping-tool* (Fig. 142, Fig. 143). Timp de peste 2,5 milioane ani, întreaga cultură a umanității s-a bazat pe priceperea cioplirii pietrei și capacitatea de a produce, din așchiile rezultate, o varietate cât mai mare de unelte.

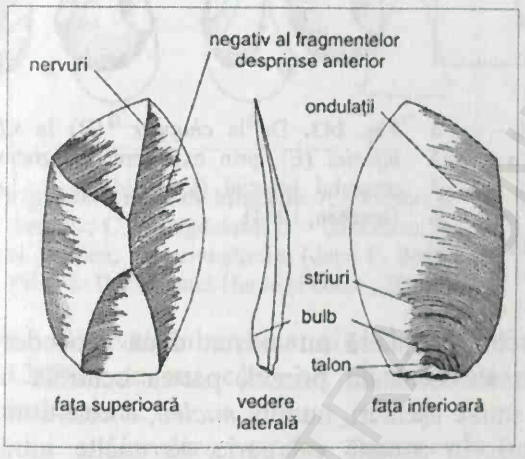


Fig. 141. Morfologia unei așchii obținută prin lovire intențională. Așchia astfel cioplită poartă o serie de semne caracteristice: talon, bulb, și ondulații de spargere produse de șocul percutorului (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

Începând din momentul în care prelucrări secundare dau pietrelor o formă constantă, uneltele obținute sunt ușor de recunoscut. Pentru pietrele cioplite cele mai vechi, prelucrate rudimentar, se poate pune întrebarea dacă sunt produsul activității umane intenționale sau al hazardului din natură. Observarea atentă a pietrelor în cauză poate evidenția o serie de urme caracteristice unei activități intenționale (Fig. 141). Astfel, atunci când sunt supuse unui șoc violent, rocile detritice (silex, cuarțite) fac să sară așchii ce prezintă pe planul de așchiere o suprafață convexă – bulbul de percuție; de asemenea, se poate observa la o extremitate a așchiei punctul de impact iar în dreptul acestuia, pe fața internă a așchiei, planul de percuție (talon). Ca să producă așchii, șocul trebuie aplicat cu o forță și o direcție ce presupune cel mai frecvent o acțiune conștientă. Apariția repetată a anumitor forme de suprafețe așchiate, ce poate merge până la o anumită standardizare a cioplirii, indică o activitate intențională umană. Pe de altă parte, este greu de imaginat că anumite pietre au putut primi în mod natural șocuri mult mai puternice decât cele rezultate din căderi sau prăbușiri de alte roci, mai ales când aceste șocuri au acționat în puncte apropiate pe suprafața aceleiași roci. Nu este însă exclus ca, dintre miliardele de roci sparte în prundișuri, câteva să semene cu primele unelte cioplite rudimentar. Semnificativ este însă faptul că indiferent cum și cât de rudimentar au fost prelucrate primele pietre, există nenumărate exemplare de unelte de piatră îngrijit cioplite și retușate astfel încât nimeni nu mai poate pune la îndoială modul în care omul a pus bazele civilizației.

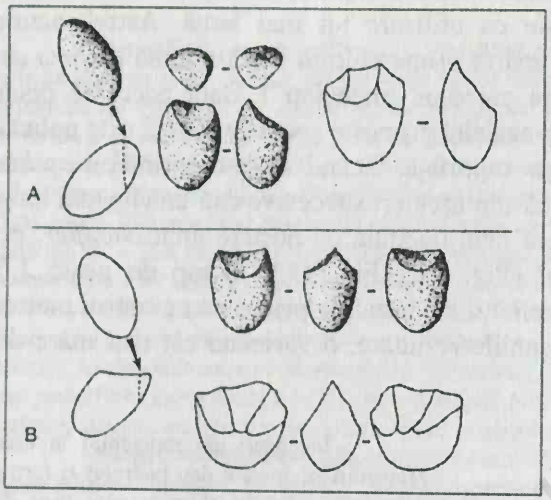


Fig. 142. Cioplirea galeților amenajați. A – cu o singură lovitură a percutorului se poate detașa o singură așchie și se obține un *chopper*; B – o a doua lovitură aplicată pe fața opusă desprinde o a doua așchie și rezultă un *chopping-tool* (după D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

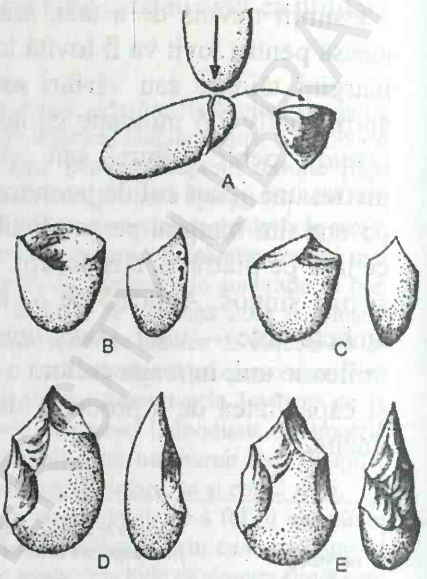


Fig. 143. De la *chopper* (B) la *silexul bifacial* (E), prin extinderea progresivă a retușului bifacial (C-D) (după A. Leroi-Gourhan, 1964).

În procesul producerii uneltelor de piatră au existat două procedee fundamentale care, în general, s-au succedat. În primul, partea centrală a blocului de piatră păstrată după mai multe așchieri, numită *nucleu*, a constituit unealta ca atare (unealtă pe nucleu). În această categorie de unelte intră choppers-urile, chopping-tools și silexurile bifaciale. Al doilea procedeu a constat în folosirea nucleului ca sursă de așchii de formă predeterminată, acestea, după unele retușuri, fiind utilizate ca unelte. Cioplirea de tip Levallois și cioplirea lamelară intră în această categorie. Au existat, bineînțeles, și cazuri în care au fost utilizate atât nucleele, cât și așchiile ca unelte, dar această situație intermediară nu a constituit o „industrie litică" ca atare.

Unealta pe nucleu. Timp de mai bine de 1,5 milioane de ani (2,5-1,0 m.a.) nucleul cioplit și fasonat a constituit principala sursă de unelte. Producerea uneltelor pe nucleu se poate încadra în două culturi succesive: cultura olduvaiană și cultura acheuleană, ambele apărute în Africa.

Olduvaianul (după situl Olduvai = Oldoway, Tanzania) este caracterizat prin unelte cu tăiș obținut sumar, prin percutare aproape perpendiculară pe marginea unei pietre de râu: *choppers* (cioplite pe o singură față) și *chopping-*

tool (cioplite pe ambele fețe). Ulterior nucleul va fi ameliorat prin aşchieri suplimentare pe cele două fețe realizate prin aplicarea de lovituri tangențiale care degajează aşchii alungite. Produsul obținut este un nucleu amigdaloid, ovalar, cordiform sau de alte forme derivate, cu tăişul extins pe toată linia de delimitare a celor două fețe, numit *silex bifacial* (Fig. 144).

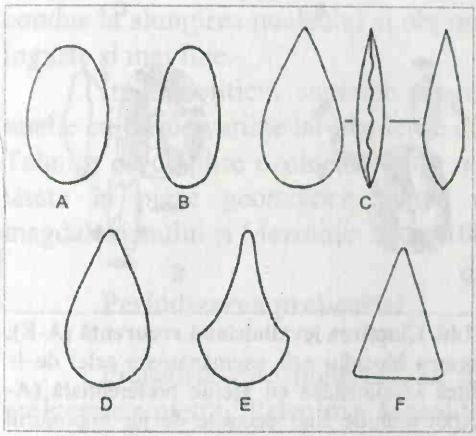


Fig. 144. Tipuri de bifaciale. A – ovalar; B – limandă; C – amigdaloid; D – cordiform; E – micoquian; F – triunghiular (după F. Bordes, 1981, în D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

Bifacialele sunt unelte multifuncționale făcute după un principiu al simetriei. Ele caracterizează cultura acheuleană (după numele cartierului Saint-Acheul al oraşului Amiens din nordul Franței). Cele mai vechi unelte bifaciale au apărut acum 1,7-1,6 m.a. în Africa de Est (Kokiselei). Acheuleanul nu a înlocuit dintr-o dată cultura de prund, cele două culturii coexistând sute de mii de ani până la predominarea evidentă a celei mai elaborate. Cele două culturi, olduvaianul şi acheuleanul, aparțin Protopaleoliticului şi Paleoliticului inferior. Autorii lor sunt *Homo habilis*, pentru Olduvaian, şi *Homo ergaster-Homo erectus*, pentru Olduvaianul evoluat şi Acheulean. Cultura acheuleană a ținut până acum 120000 de ani când se impune categoric tehnica levalloisiană şi cultura musteriană.

Unealta pe aşchie. Acum circa 1 milion de ani, când încă mai persista cultura de prund iar tehnica bifacialelor era în plină dezvoltare, apar primele unelte cioplite după *tehnica Levallois* (după situl preistoric Levallois-Peret din Hauts de Seine, Franța). Cioplirea levalloisiană (Fig. 145, Fig. 146) a constituit o revoluție fără precedent în evoluția tehnică a umanității. Ea constă în pregătirea unui bloc de piatră, prin ciopliri preliminare, pentru obținerea de aşchii sau vârfuri de formă predeterminată. Nucleul nu mai este unealtă, ci sursă de unelte. Apariția acestei tehnici sugerează şi un progres în evoluția mentală a omului, deoarece lovirea pietrei nu vizează doar obținerea unui tăiş mai bun ci pregătirea nucleului pentru obținerea de aşchii cu formă dinainte imaginată şi dorită. Totodată se realizează o economie de material deoarece din acelaşi volum de silex se obține mult mai mult tăiş util, pe de o parte, iar pe de altă parte se obțin unelte mai multe, mai mici şi mai diverse (răzuitoare, vârfuri perforatoare etc.).

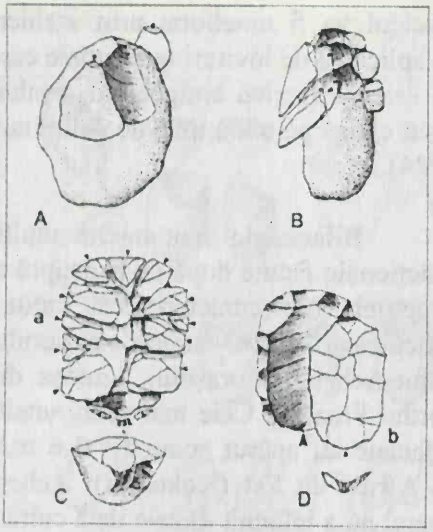


Fig. 145. Cioplirea levalloisiană cu aşchie preferenţială (A-D). Prepararea blocului, apoi a suprafeţei de cioplire, produce aşchii secundare (a) destinate să scoată în relief o singură aşchie levalloisiană (b) (după Boeda, 1988, în D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

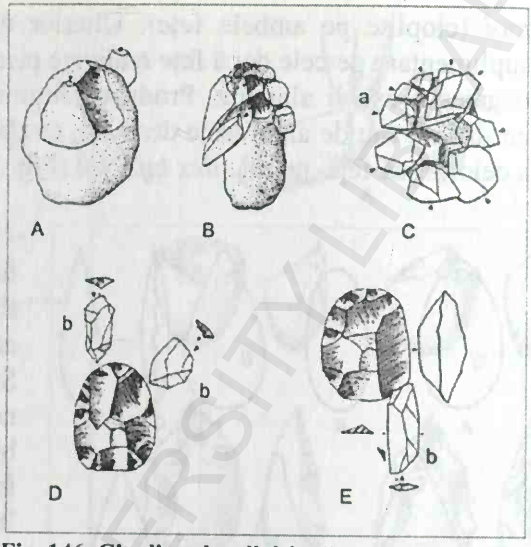


Fig. 146. Cioplirea levalloisiană recurentă (A-E). Prepararea blocului este asemănătoare celei de la cioplirea levalloisiană cu aşchie preferenţială (A-C). Apoi aşchiile sunt detaşate de jur împrejurul nucleului, fiecare aşchie pregătind detaşarea următoarei aşchii (D-E. Această tehnică consumă mai puţină materie primă decât cioplirea cu aşchie preferenţială) (după M.-L. Inizan, H. Roche, J. Tixier, 1992, în D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

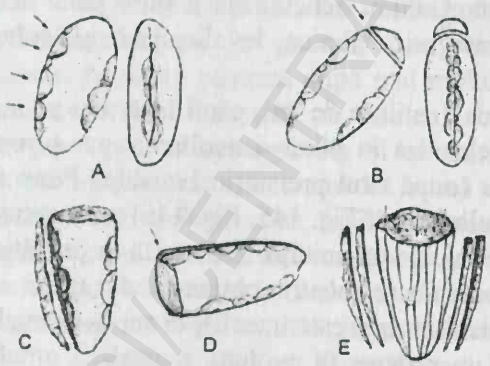


Fig. 147. Cioplirea lamelară. A – pregătirea nucleului pentru cioplire; B – realizarea unui plan de lovire; C – pregătirea şi detaşarea unei lame muchiate; D – pregătirea talonului pentru o nouă desprindere; E – detaşarea succesivă de lame.

Tehnica levalloisiană, apărută în cadrul culturii acheulene, va caracteriza, în cea mai mare măsură, cultura musteriană din Paleoliticul mediu (120000-35000 ani) şi se va pierde în neolitic. Distribuţia în timp şi răspândirea în spaţiu a utilizării tehnicii levalloisiene arată că ea a fost practicată de *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, mai ales, şi de *Homo sapiens*.

Cioplirea levalloisiană se va continua cu *cioplirea lamelară*, care caracterizează Paleoliticul superior (Fig. 147). Primele lame apar începând cu 250000 de ani în

urmă, dar prezența lor se generalizează către 40000 de ani în urmă, la sfârșitul Paleoliticului mediu.

Ca și în tehnica Levallois, cioplirea lamelară presupune o fază de pregătire a blocului, apoi o fază de cioplire de lame. Spre deosebire de aşchii, a căror formă se poate circumscrie într-un cerc, lamele au o formă alungită (lungimea de cel puțin dublul lățimii). Ameliorarea unghiurilor de lovire a condus la alungirea nucleului și obținerea unor adevărate lame, din ce în ce mai înguste și mai fine.

În Paleoliticul superior progresul constă în transformarea lamelor în unelte cu forme variate iar pierderile de material sunt aproape complet eliminate. Tehnica de cioplire evoluează către *microlitism* – obținerea de lame fine, care, tăiate în piese geometrice, devin ele însele surse de produse (sfârșitul magdalenianului și Mezolitic: acum 10000-8000 ani).

Periodizarea preistoriei

Preistoria este împărțită, în mod tradițional, în trei mari perioade de prelucrare a pietrei: Paleolitic, Mezolitic și Neolitic (Fig. 148).

Paleoliticul

Paleoliticul, numit și „epoca pietrei cioplite" sau „epoca veche a pietrei" (gr. *palaios* – vechi; *lithos* - piatră), este perioada cea mai lungă a preistoriei, începând înainte de limita inferioară a Pleistocenului (în Villafranchian – Pliocen superior-Pleistocen inferior) și a durat până acum 10000 de ani, când a început Holocenul (-2,6 – 0,01 m.a. ani). Paleoliticul este subdivizat în: arhaic, inferior, mediu și superior.

Pentru cronologia paleoliticului, cifrele mai mici de un milion de ani indică numărul de ani înainte de prezent (B.P. – din engl. *by present*). Pentru ultimii 10000 de ani, adică perioada care acoperă Mezoliticul, Neoliticul și epoca metalelor, vârstele se exprimă, de regulă, în raport cu cronologia istorică, fiind cu 2000 de ani mai mici decât cele B.P.; ele se notează fie B.C. (înainte de Christos, din engl. *before Christ*) sau î.e.n. (înaintea erei noastre).

Paleoliticul arhaic (Protopaleolitic) (-2,6 m.a. – 0,7 m.a). Această etapă, foarte lungă, se subdivide în paleoliticul arhaic (protopaleolitic) și paleoliticul inferior propriu-zis. Nivelul evoluției umane: *Homo habilis – Homo erectus*. Paleoliticul arhaic începe în perioada preglaciară (Villafranchian) și durează, în Africa, până acum 1,5 m.a. În Europa se termină mai recent (-0,7 m.a.), cuprinzând și primele două faze glaciare, Biber și Donau. Culturile caracteristice sunt Olduvaianul (galeți amenajați – choppers și chopping-tools –,

poliedre şi sferoide) şi Acheuleanul arhaic (bifaciale şi aşchii retuşate) (Fig. 149).

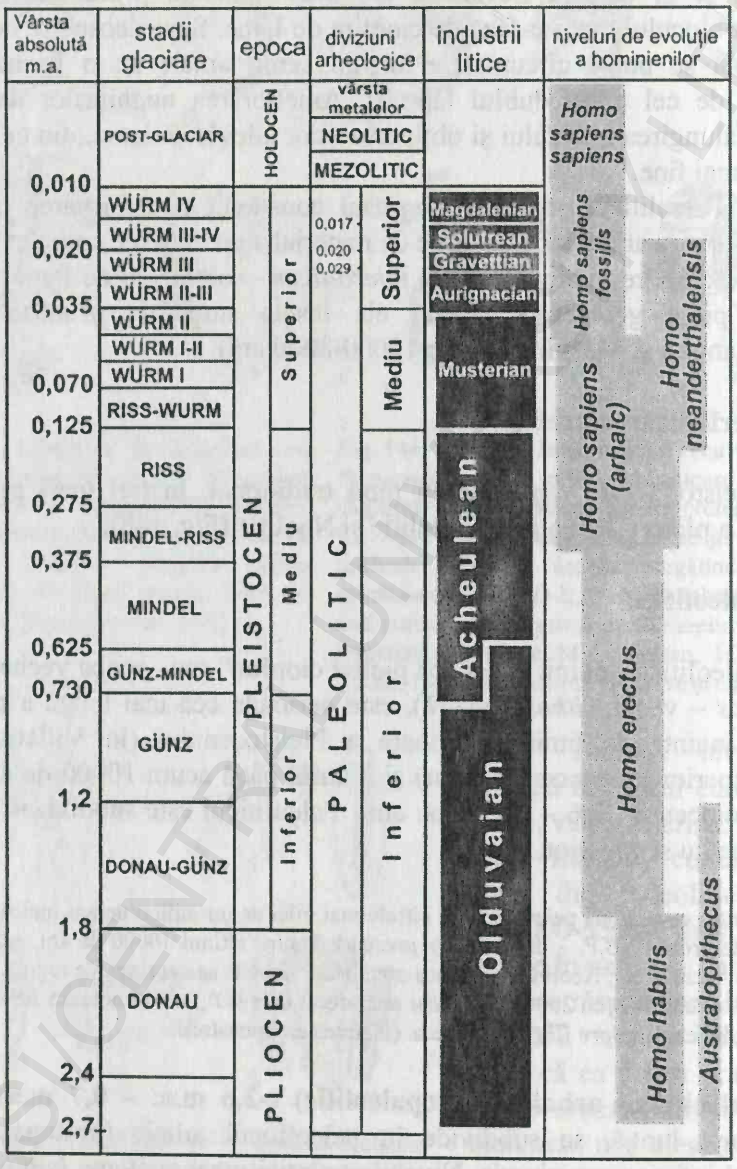


Fig. 148. Periodizarea preistoriei

BCU IAŞI CENTRU VECHI LIBRARY

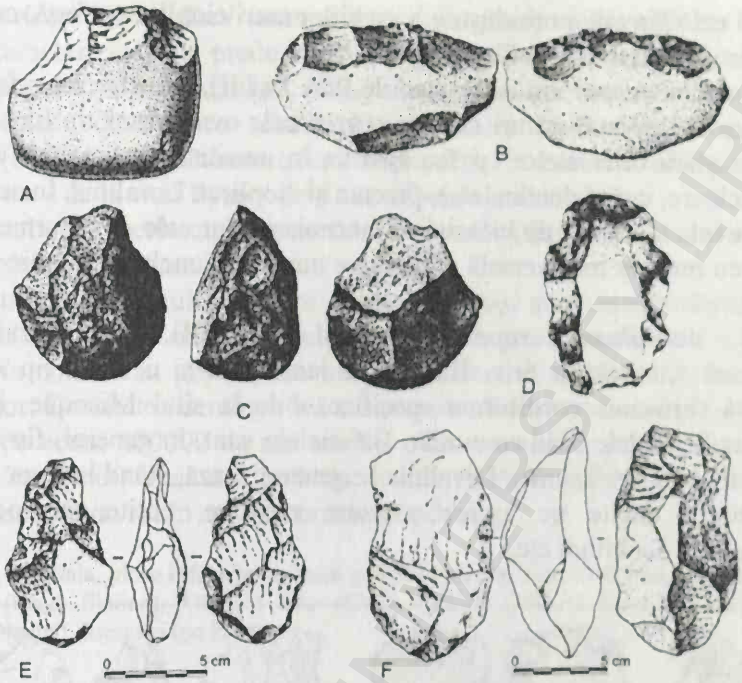


Fig. 149. Unelte de piatră din Paleoliticul arhaic. A – chopper (Olduvai-Tanzania, 1,8 m.a.); B – galeți amenajați (choppings-tools – Hadar-Etiopia, 2,6 m.a.); C – galeți tăiați (Kada Gona-Etiopia, 2,6 m.a.); D – poliedru (Koobi Fora-Kenia, 1,8 m.a.); E – bifaciale acheulene (Sterkfontein-Africa de Sud, 1,7 m.a.); F – topoare acheulene (Sterkfontein, 1,7 m.a.) (A după L. Leakey, 1975; B, C – după H. Roche, 1980; D – după G. L. Isaac, 1978; E, F după K. Kuman, 1994 – în D. Grimaud-Hervé și colab., 2001).

Paleoliticul inferior. Această etapă începe acum 1,5 m.a. în Africa cu industriile uneltelor bifaciale (cultura acheuleană). În Europa Paleoliticul inferior începe acum 700000 de ani și durează până acum 120000 de ani, corespunzător fazelor glaciare Günz, Mindel și Riss și stadiilor interglaciare respective.

Acheuleanul european cuprinde diverse industrii ale bifacialelor (toporașe de mână) și a cunoscut patru faze de evoluție (Fig. 150):

1. *Acheuleanul vechi* (sfârșitul glaciațiunii Mindel – interglaciarul Mindel-Riss), caracterizat prin predominarea uneltelor mari de tipul bifacialelor de formă alungită, cu muchia sinuoasă, cu baza rotunjită, prezența răzuitoarelor pe așchie, persistența unor elemente ale culturii de prund; din această etapă acheuleană fac parte și faciesurile culturale *Abbevilian* (bifaciale cu tăiș sinuos, caracteristice acheuleanului vechi european – de la situl Abbeville, Franța),

precum şi cel *Clactonian* (industrie a aşchiilor mari cioplite cu forţă, cu percutor dur – de la situl Clacton-on-Sea, Anglia).

2. *Acheuleanul mijlociu* (stadiile Riss I şi II), caracterizat prin prezenţa bifacialelor lanceolate, alături de care apar şi cele ovaloide şi tip limandă (plat-ovale). În afara bifacialelor îşi fac apariţia în număr mare uneltele lucrate pe aşchii (racloare, cuţite denticulate), precum şi cioplirea Levallois. În acheuleanul mijlociu evoluat, alături de bifacialele lanceolate apar cele cordiforme, toporaşe de mână cu muchia transversală şi un mare număr de unelte pe aşchie (cum ar fi gravorul).

3. *Acheuleanul superior* (stadiul Riss III), caracterizat printr-o diversificare a utilajului litic. Bifacialele lanceolate şi cele de tip *micoquian* predomină (bifaciale cordiforme specifice – de la situl Micoque, Dordogne, Franţa) iar limandele scad ca număr. Bifacialele sunt, în general, fin retuşate şi au muchiile tăioase. Tehnica Levallois se generalizează, stând la baza producerii a numeroase unelte pe aşchie precum: racloare, cuţite, gravoare, piese denticulate, cu scobitură etc.

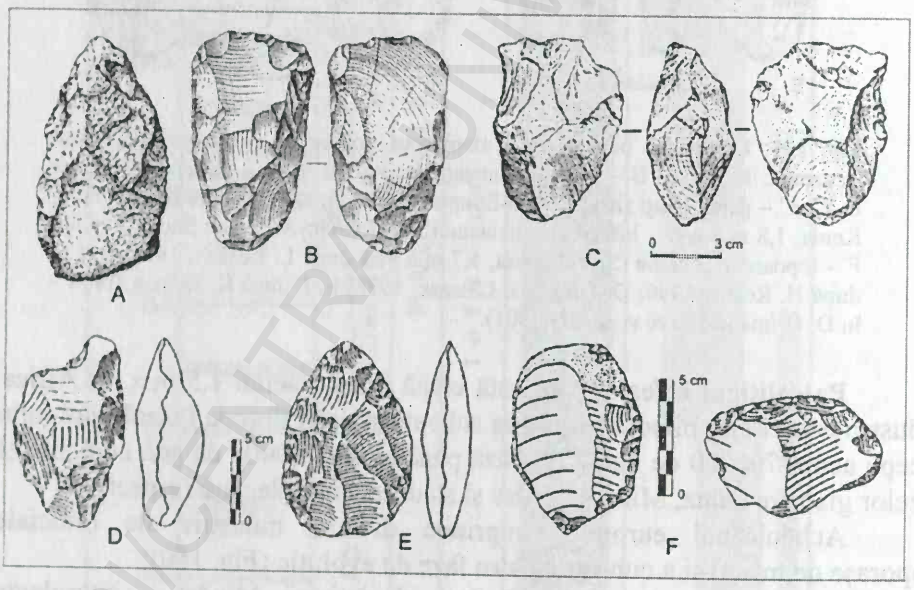


Fig. 150. Unelte aparţinând culturii acheulene (Paleolitic inferior). A – bifacial (Ubeidiya-Israel, 1,4-1,0 m.a.); B – topor (acheulean superior, Narmada – India, 200000 ani); C – chopping tool (Zhoukoudian – China, 500000-250000 ani); D – bifacial abbevillian (Saint-Acheul – Franţa, 450000 ani); E – bifacial cordiform (Saint-Acheul – Franţa); F – racloare (Saint-Acheul – Franţa) (A după O. Bar-Zosef, 1993; B după C. Gaillard, 1985; C după P. Teilhard de Chardin, 1941; D-F după A. Tuffreau, 1987).

4. *Acheuleanul final* (*micoquian*) (interglaciarul Riss-Würm – început Würm), caracterizat prin predominanța bifacialelor lanceolate și cordiforme, bine ascuțite și cu baza globulară. Utilajul pe așchii este variat (racloare, cuțite, gravoare, piese denticulate, vârfuri Tayac). Aici se încadrează și faciesul *tayacian* (așchii asemănătoare celor clactoniene la care se adaugă și așchii levalloisiene – de la situl Eyzies-de-Tayac, Dordogne) și altele.

Uneltele acheuleanului erau folosite pentru tăiatul cărnii și al pieilor, ca și pentru prelucrarea lemnului.

Omul paleoliticului inferior (*Homo erectus*, anteneandertalieni, sapiens arhaic) era un vânător nomad (sau pescar), care se adăpostea sub umbrare și, eventual, în colibe sau peșteri; era total dependent de ceea ce îi oferea mediul înconjurător. Densitatea demografică era scăzută. Focul era cunoscut demult, dar începând de acum 400000 de ani omul a avut control asupra focului (putea fi produs și întreținut). Factorul cultural devine unul din elementele de bază ale selecției naturale cu rol în apariția omului modern.

În România, piese bifaciale atribuite paleoliticului inferior au fost descoperite pe Valea Dârjovului (lângă Slatina), Căpușul Mic (Cluj), Iozășel (Bihor), Basarabasa (Hunedoara), Fărcașele (Oltenia), Ripiceni (pe Prut).

Paleoliticul mediu (-120000 – 35000 B.P.). Această etapă corespunde intervalului Riss-Würm – Würm II (o primă parte a Pleistocenului superior). Cultura caracteristică Paleoliticului mediu este cea *musteriană* (după situl Peyzac-le-Moustier, Dordogne) care are la bază tehnica levalloisiană (mai veche), de aceea mai este numită și levalloiso-musteriană (Fig. 151). Limita dintre Paleoliticul inferior și cel mediu este bine trasată pentru Europa (aici s-au pus bazele studiului preistoriei). În Africa această trecere cuprinde numeroase schimbări tehnice și culturale, iar în Asia reperele cronologice europene nu se pot aplica. Autorul uneltelor paleoliticului mediu în Europa a fost Omul de Neanderthal, în timp ce în Africa – *Homo sapiens* (un sapiens proto-Cro-Magnon). Industria Paleoliticului mediu prezintă diferite particularități locale. În general se poate vorbi de un musterian de tradiție acheuleană, care conține un număr mare de bifaciale (mai ales triunghiulare sau cordiforme, îngrijit cioplite), un musterian în care este mult dezvoltată tehnica cioplirii levalloisiene (așchii cu secțiunea circulară sau triunghiulară, lame lungi și înguste derivate din nucleul amigdaloid) și un musterian în sens strict (cu vârfuri, răzuitoare, topoare, satâre obținute din așchii retușate, prelucrări în os). E posibil să fi apărut și uneltele compuse, formate din instrumente de piatră cioplită înmănușate în lemn. Comunitățile au un grad sporit de stabilitate (ca dovadă – intensa utilizare a focului). Limbajul se afla, probabil, într-un stadiu incipient. Acum este posibil să se fi conturat ideea de înrudire, care va sta la baza comunității gentilice.

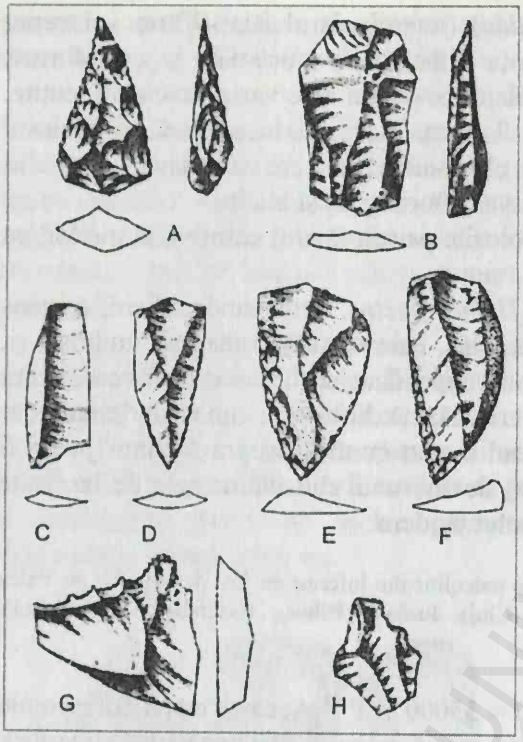


Fig. 151. Unelte mustero-levalloisiene. A – silex bifacial; B – aşchie levalloisiană; C – aşchie lamelară; D – vârf; E – vârf decupat; F – racloar; G – piesă denticulată; H – racletă (după A. Leroi-Gourhan, 1964).

În România, descoperiri mai importante privind musterianul au fost făcute în peşterile de la Ohaba Ponor (Transilvania), la Ripiceni (pe Prut), Baia de Fier, Cladova (Transilvania), Buitur, Ocna Sibiului şi în alte localităţi.

Paleoliticul superior (35000 – 10000 B.P.). Acest interval începe cu interstadiul Würm II-III şi ţine până la sfârşitul glaciaţiunii würmiene. Autorul culturii paleoliticului superior este *Homo sapiens fossilis* (Cro-Magnon). Europa este regiunea în care paleoliticul superior este cel mai bine cunoscut şi descris.

În această perioadă populaţiile umane au cunoscut o extindere geografică fără precedent. Evoluţia tehnică se accelerează prin utilizarea intensivă de noi surse de materie primă (corn, fildeş, os), supraspecializarea vânătorii; apare gândirea artistică şi arta figurativă. Viaţa spirituală includea diverse ceremonii rituale în cadrul cărora magia şi şamanismul trebuie să fi jucat un rol important.

Industriile Paleoliticului superior reprezintă un amestec de arhaisme şi inovaţii. Tendinţa generală o constituie dezvoltarea industriei pe lamă (unealtă pe lamă). Se produc vârfuri şi lame de forme foarte diferite (în formă de frunză de salcie, de laur şi altele), gratoare, răcâitoare, gravoare (burine) cu vârful tăios. Uneltele compuse devin mai numeroase: vârfuri înmănuşate în lemn sau os, cu rol de cuţite, lănci de lemn cu vârful de os sau de piatră, propulsoare, pietre scobite cu rolul de opaiţe în care ardeau grăsimea animalelor. Apar instrumente foarte fine fabricate din os sau fildeş: ace cu ureche pentru cusutul pieilor, cârlige de undiţă, harpoane, vârfuri de lance, propulsoare pentru lansarea suliţei, bastoane găurite, frumos ornate (cu rol nelămurit). Se dezvoltă tehnica de lustruire a osului. Alături de noile invenţii încă mai persistă unelte ale Paleoliticului mediu şi chiar inferior (choppers şi chopping-tools).

Fig. 152. Venus din Willendorf, statuetă din calcar; vechime: 20000-30000 ani.

Trecerea de la Paleoliticul mediu la Paleoliticul superior apare, în multe situri, ca o înlocuire brutală a industriilor musteriene cu cele ale Paleoliticului superior. Acest fapt este explicat de numeroşi autori prin *ipoteza aculturaţiei* ultimelor populaţii de neandertalieni, care ar fi primit cultura mai avansată a lui *Homo sapiens*, la pătrunderea acestuia în Europa. Există însă o industrie de tranziţie între Musterian şi Aurignacian – Châtelperonianul, originară în Musterianul occidental (Châtelperron, Franţa – 37000-29000 B.P.), al cărei autor este omul de Neanderthal. Ipoteza copierii unor elemente tehnologice şi artistice de către omul de Neanderthal de la omul de Cro-Magnon este controversată deoarece nu au fost găsite artefacte neandertaliene în situri de Cro-Magnon sau invers. În acest caz, neandertalienii au dezvoltat o cultură proprie, avansată, înainte de dispariţia lor.

În Paleoliticul superior apar culturi regionale care se succed sau se suprapun cronologic. Dintre acestea, principale sunt: Aurignacianul, Solutreanul şi Magdalenianul (deosebite în Europa occidentală).

La noi în ţară se pot recunoaşte un Aurignacian, mai lung, şi un Gravettian (cu unele influenţe solutrene), urmat de alte câteva subdiviziuni epipaleolitice, corespunzătoare Holocenului, şi de Neolitic.

Aurignacianul (40000-26000 B.P., după numele peşterii Aurignac, Haute-Garonne-Franţa) se caracterizează prin unelte, mai fine şi specializate, provenite din lame înguste (Fig. 153): răzuitoarea carenată, lama retuşată pe tot conturul, vârfuri de suliţă din silex. Apar podoabe din os, fildeş, corn, dinţi perforaţi, scoici. Manifestările artistice constau în arta parietală: gravuri, picturi parietale reprezentând diferite animale (bovide, cai, ţapi, mamuţi, feline) sau arta mobilieră - sculpturi în fildeş sau în calcar (Fig. 152).

Această cultură materială a avut o mare răspândire, din Spania până în Câmpia Rusă, până la Don, şi până în orientul Apropiat.

Gravetianul (29000-22000 B.P., după numele aşezării La Gravette, Dordogne – Franţa) este caracterizat prin vârfuri „La Gravette" – mici lame cu dosul drept, retuşat cu faţete abrupte (Fig. 154). Foarte frecvente sunt burinele pe trunchieri retuşate, mai numeroase decât gratoarele.

Gravetianul are o mare răspândire teritorială, din Spania până în Rusia; în România urmează Aurignacianului şi acoperă o mare parte din evoluţia Paleoliticului superior, până în Epipaleolitic.

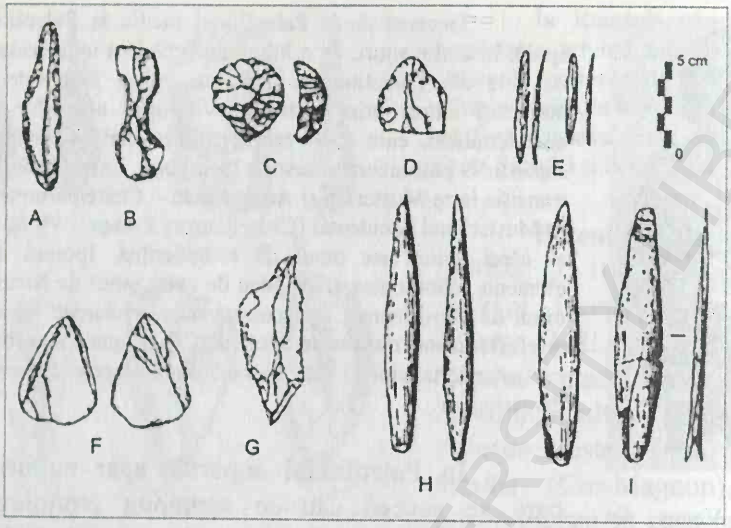


Fig. 153. Industrie litică şi osoasă din Aurignacian. A – lamă retuşată aurignaciană; B – lamă gâtuită; C – răzuitor (gratoar) carenat; D – răzuitor cu „bot"; E – lamele Dufour; F – burin de Vachons; G – burin încovoiat; H – suliţă rombică din corn de ren; I – suliţă cu baza despicată din corn de ren (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

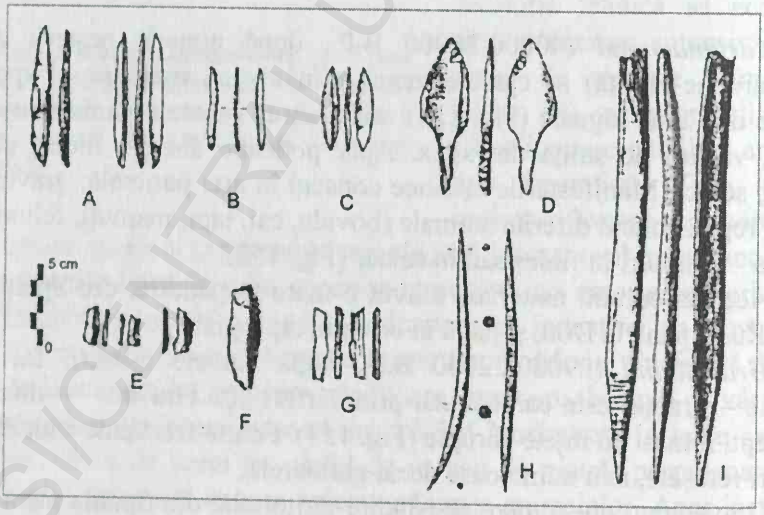


Fig. 154. Industrie litică şi osoasă din Gravettian. A – vârfuri de la Gravette; B – vârfuri mici (microgravette); C – săgeţi mici de Bayac; D – vârf de Fonr-Robert; E – burine de Noailles; F – lamă trunchiată; G – burine cu trunchetură; H – suliţă biconică din corn de ren; I – suliţă de Isturitz din corn de ren (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

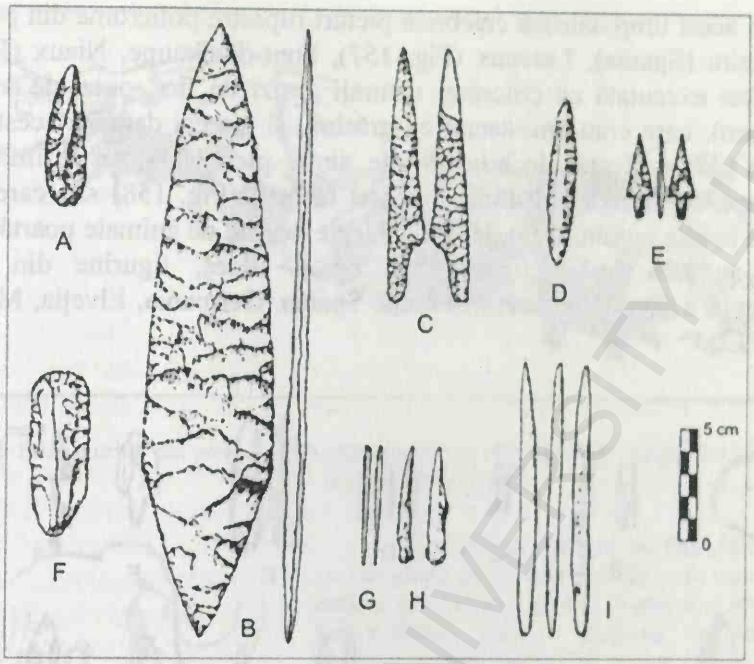


Fig. 155. Industrie litică şi osoasă din Solutrean. A – vârf cu faţă plană; B – vârf „frunză de laur"; C – vârf cu crestătură; D – vârf „frunză de salcie"; E – vârf pedunculat; F – răzuitor (gratoar); G – ac cu ureche din os; H – împungător (poanson) din os; I – suliţă din corn de ren (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

Solutreanul (22000-17000 B.P., după numele cătunului Solutré-Puilly, departamentul Saoné-et-Loire, Franţa) se caracterizează prin vârfuri tipice de silex în formă de frunză de laur sau frunză de salcie (Fig. 155).

Instrumentele de silex solutrene sunt retuşate razant, inconfundabil, acoperind o mare suprafaţă. Acum apare acul de cusut. Manifestări artistice: figuri de animale gravate pe corn, sculpturi în calcar. Cultura solutreană este răspândită în Europa Occidentală (Franţa, Spania), în Franţa fiind cultura Paleoliticului superior cel mai bine definită.

Magdalenianul (17000 B.P.-10000 B.P, respectiv 15000-8000 î.e.n., după numele adăpostului La Madeleine, comuna Tursac, Dordogne-Franţa). Se caracterizează prin abundenţa lamelor simple, fără retuş, şi prin lame microlitice (Fig. 156). Se dezvoltă mult prelucrarea osului din care se făceau harpoane, pumnale şi nişte bastoane în formă de T. Este prelucrat cornul de cerb sau de ren din care se sculptau pumnale. Apar primele lămpi de piatră, în care se ardea ulei. Se utilizau capcane pentru prinderea animalelor. Era larg practicată vânătoarea renilor sau chiar a mamuţilor. Manifestările artistice au o mare expresivitate.

Din acest timp datează celebrele picturi rupestre policrome din peşterile de la Altamira (Spania), Lascaux (Fig. 157), Font-de-Gaume, Niaux (Franța). Pictura a fost executată cu coloranți naturali (oxizi de fier, oxizi de mangan, negru de fum), care erau amestecați cu grăsimi, şi tocmai datorită acestui fapt picturile se păstrează atât de bine. Multe dintre picturile rupestre înfățişează animale dispărute astăzi – mamuți, rinoceri blănoşi (Fig. 158) sau care astăzi sunt retrase în alte regiuni (reni, lei etc.). Unele desene de animale poartă semne magice. S-au mai realizat gravuri în os şi fildeş, figurine din argilă. Magdalenianul a fost identificat în Franța, Spania, Germania, Elveția, Moravia, Ucraina de Est.

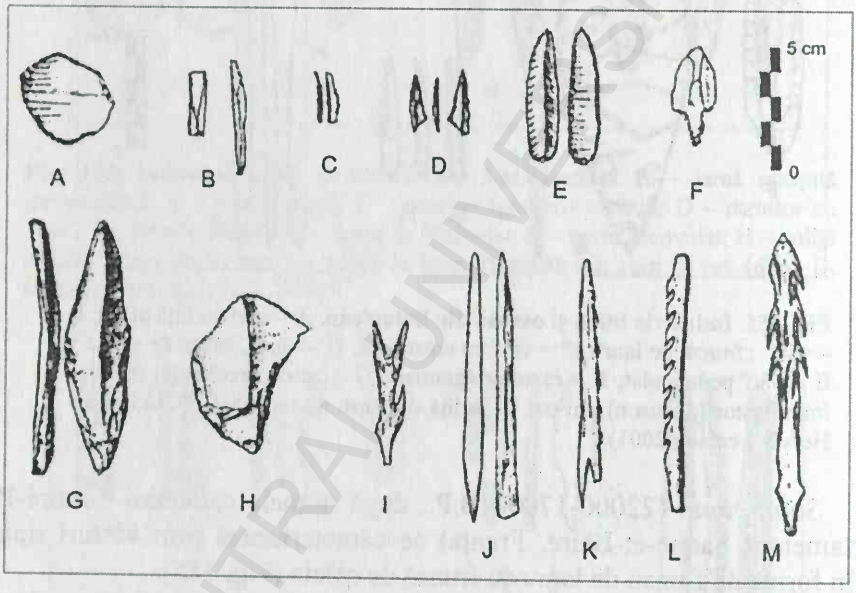


Fig. 156. Industrie litică şi osoasă din Magdalenian. A – răzuitor (racletă); B – lamele cu muchie; C – lamele cu muchie denticulată; D – triunghi scalen; E – vârf de Laugerie-Basse; F – vârf de Teyjat; G – burin diedru; H – burin „cioc de papagal"; I – harpon; J – suliță cu tăietură oblică; K – proto-harpon; L – harpon cu un şir de zimți; M – harpon cu două şiruri de spini (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001)

În general, subiectul artei paleolitice este dat de animalele din jurul omului, unele constituind obiect de vânătoare. În cadrul figurilor antropomorfe, pictate sau sculptate, de cele mai multe ori este reprezentată femeia, cu atributele fecundității; figura masculină apare mai puțin, în scene de vânătoare sau deghizată în piei de animale.

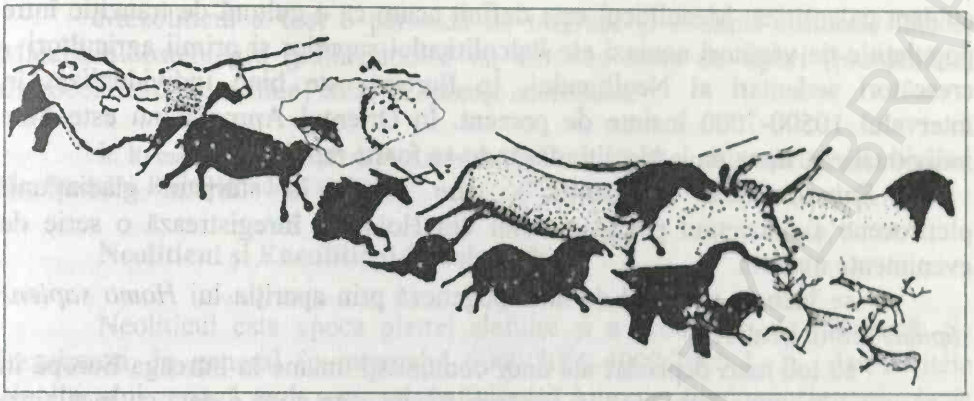


Fig. 157. Friza taurilor din grota Lascaux (Dordogne) (17000 ani B. P.) (după D. Grimaud-Hervé şi colab., 2001).

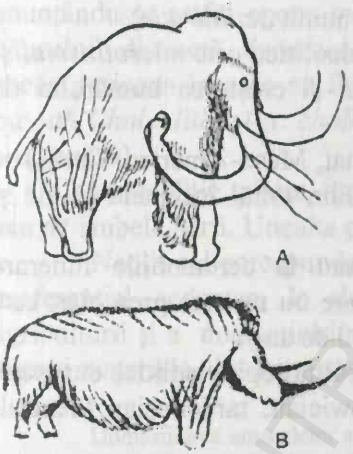


Fig. 158. **Picturi rupestre.** A – mamut (peştera de la Combarelles, Franţa); B – rinocer blănos (peştera de la Font de Gaume, Franţa).

În România, obiecte ale Paleoliticului superior au fost găsite pe tot cuprinsul ţării. Se cunosc adevărate ateliere de cioplire a pietrei (Ripiceni şi Mitoc, pe Prut; Iozăşel-Bihor), statuete sculptate în piatră (Lapoş-Prahova), amulete prelucrate în silex (Mitoc-Botoşani), în cretă (Cosăuţi-Soroca) sau în os (Brânzeni-Bălţi). Picturi rupestre au fost descoperite în peşterile de la Cuciulat (Sălaj) şi Pescari (Caraş-Severin), dar care nu ating măiestria picturilor din peşterile Franţei.

Mezoliticul

Perioada de trecere între Paleolitic şi Neolitic, când în Europa occidentală economia bazată pe vânătoare este înlocuită cu cea bazată pe agricultură, a fost denumită, la începutul secolului trecut, *Mezolitic* (8000-6000/5000 î.e.n.). Acest moment a fost considerat iniţial ca un hiatus. Acum, termenul se confundă sau se suprapune cu cel de *Epipaleolitic*, ca urmare a numeroase descoperiri care au fost făcute ulterior. Nu se poate vorbi de o adevărată „epocă a pietrei de mijloc", cu caracteristici de trecere bine conturate între Paleolitic şi Neolitic.

În Mezolitic persistă formele paleolitice de economie şi viaţă (cules, vânat şi pescuit), deşi se observă unele tendinţe de stabilizare a unor comunităţi într-un anumit teritoriu. Este domesticit câinele, util la vânătoare – ocupaţie

evident paleolitică. Mezoliticul este definit acum ca o cultură de tranziție între populațiile de vânători nomazi ale Paleoliticului superior și primii agricultori – crescători sedentari ai Neoliticului. În Europa este bine individualizat în intervalul 10500-7000 înainte de prezent. În Orientul Apropiat nu este bine individualizat, tranziția la Neolitic făcându-se foarte rapid.

Epipaleoliticul („Mezolitic"), care începe la sfârșitul glaciațiunii pleistocene și începutul postglaciarului din Holocen, înregistrează o serie de evenimente majore:

- se încheie procesul de antropogeneză prin apariția lui *Homo sapiens sapiens* (omul actual);
- au loc mari deplasări ale unor comunități umane în întreaga Europă în urmărirea vânatului mare care se retrăgea treptat spre nord o dată cu încălzirea climei și topirea calotelor glaciare;
- au putut fi contemporane culturi vechi, paleolitice, cu culturi neolitice în teritorii adiacente (Henri Breuil) sau s-a realizat chiar neolitizarea treptată, prin *contact,* a unor culturi epipaleolitice (fenomen numit *aculturație*).
- caracteristica principală a culturilor epipaleolitice este *microlitismul* și perfecționarea tehnicilor de prelucrare a silexului și creșterea numărului de unelte finisate cu reducerea cantității de deșeuri.
- în multe regiuni (Europa, Orientul Apropiat, Meso-America, China) se intensifică practicarea agriculturii și creșterea vitelor, omul începând să fie și producător nu doar consumator;
- este folosit *ocrul* la vopsirea pielii sau la ceremoniile funerare (utilizarea acestui colorant natural, într-un mod care nu ne este prea clar, este datată încă de la sfârșitul musterianului, acum 50000 de ani).

În funcție de tehnicile folosite se dezvoltă culturi epipaleolitice europene regionale: azilian, romanellian, swiderian, chlabowician; tardenosian (central-răsăritean), campignian (vestic).

Azilianul se caracterizează prin răzuitoare rotunde, lame, cuțitașe, microlite geometrice, harpoane late găurite din corn de cerb sau ren etc. Unii galeți de piatră sunt pictați cu semne colorate, fiind asemănători cu pietrele pictate ale australienilor actuali (folosiți, probabil, în ritualul consacrat morților).

Tardenosianul se caracterizează prin microlite geometrice de tip special (trapezoidale sau în triunghi isoscel).

Campignianul este caracterizat prin răzuitoare rotunde și masive, prototipuri ale topoarelor neolitice. Apare o ceramică, grosolană însă.

Pentru Mezoliticul nordic (litoralul danez) sunt specifice movile (mici) formate din resturi alimentare (scoici, oase de mamifere, păsări sau pești); aceste movile caracterizează *cultura maglenosiană.*

Mezoliticul a fost o perioadă de migrații și evoluții culturale locale. Materialul osteologic (puțin) indică un amestec mare de tipuri (brahicefale, mezocefale, dolicocefale) chiar în aceeași necropolă.

În România, stațiuni mezolitice au fost puse în evidență pe Prut (Ștefănești), Ceahlău, Sita Buzăului, Băile Herculane și altele.

Neoliticul și Eneoliticul (Chalcolithic)

Neoliticul este epoca pietrei șlefuite și a producerii de ceramică. Se încadrează, în general în intervalul 6000/5000-4000/2000 î.e.n., dar limitele Neoliticului variază mult regional, în Orientul Apropiat fiind mai timpuriu decât în Europa. În Orientul Apropiat, o formă de Neolitic preceramic apare în 9000 î.e.n iar neoliticul ceramic se individualizează către 7000 î.e.n. La un moment dat, în decursul celor patru milenii ale Neoliticului, se folosește arama (cuprul), anunțându-se astfel epoca metalelor. Totuși, nu se poate vorbi de o „epocă a cuprului" distinctă, deoarece instrumentarul de bază rămâne tot cel litic, și de aceea perioada în care au fost folosite simultan atât piatra cât și cuprul a fost numită *Chalcolithic* (gr. *chalkos* – aramă; *lithos* - piatră) sau *eneolitic* (lat *aenus* – de cupru).

În Neolitic, piatra, după ce era cioplită, se lustruia prin frecare pe o parte sau pe ambele părți. Unealta putea fi înmănușată în corn sau lemn.

Neoliticul corespunde cu trecerea definitivă a omului la un mod de viață preferențial sedentar, la dezvoltarea de sate, în legătură cu practicarea agriculturii și a domesticirii și creșterii animalelor. Omul devine producător de bunuri materiale, depășind stadiul de vânător și culegător.

Domesticirea animalelor a fost un proces care s-a întins peste mai multe milenii (cifrele indică mii de ani î.e.n.): câinele – 15; renul – 10; capra – 7; oaia – 6,5; vaca – 6 (-2,5); porcul – 6 (-2); elefantul indian – 2,5; calul – 2,2; bivolul – 2 (-1); yacul – 1; dromaderul – 1,2; cămila bactriană – 0,5; elefantul african – 0,3 (după Zeuner, 1963 și Cockrill, 1967).

Neoliticul se poate sesiza oriunde apar semnele activității productive a omului – cultivarea plantelor și creșterea animalelor și, ulterior, acolo unde apar și alte activități ale vieții stabile: torsul, țesutul, împletitul, prelucrarea pieilor, confecționarea hainelor, a încălțămintei, prelucrarea lemnului, pietrei, lutului etc. În Neoliticul superior apar unelte de piatră găurită (secure, daltă) și *roata olarului* (folosită în Orient din mileniul V î.e.n. iar în Europa mult mai târziu, în a doua epocă a fierului). Ceramica devine de mare utilitate pentru depozitarea și transportul alimentelor. Ceramica este mai mult sau mai puțin ornamentată;

urnele funerare erau pictate în culori vii. Acum se introduce plugul primitiv (cu brăzdar de lemn sau corn de animal) cu tracțiune animală.

Sedentarizarea și lucrarea în comun a pământului au accentuat coeziunea dintre membri unei ginți, ducând la constituirea de sate neolitice, apărate cu șanțuri sau valuri, cu autorități publice recunoscute (locuințele aranjate după un plan bine stabilit, mai ales pe văile apelor). De la bordeie săpate în pământ se trece la locuințe de suprafață (colibe, bordeie) din lemn și lut. În unele regiuni, ca măsură de apărare, locuințele se construiesc din lemn deasupra apelor (*locuințe lacustre*). În eneolitic se observă chiar și o anumită ierarhizare a așezărilor dintr-un teritoriu, ceea ce sugerează o organizare socială de nivel tribal. Îmbunătățirea condițiilor de viață a dus la o creștere numerică intensă a populației. Rolul esențial în asigurarea mijloacelor de existență revenea bărbatului astfel că filiația trebuie să fi fost *patriliniară* și nu matriliniară (cum s-a considerat mult timp).

Viața spirituală este mult mai complexă, cu manifestări religioase, funerare și artistice, legate în principal de cultul agricol al fertilității și fecundității. Ritualul de înmormântare era înhumația, morții fiind așezați în poziție întinsă sau chircită; mormintele erau simple, duble sau colective, cu cimitire (*necropole*) apropiate de așezarea comunităților respective. Se practica depunerea de ofrande.

Scenele din viața omului neolitic sunt redate prin picturi și sculpturi. Picturile sunt executate cu culori minerale, au dimensiuni mici, figurile sunt stilizate sau schematizate. Sculpturile, de o mare expresivitate (de exemplu „gânditorul de la Hamangia" – România), reprezintă mai mult figuri antropomorfe și mai puțin zoomorfe.

Din Neolitic datează și monumentele *megalitice* cunoscute în Bretagne (Franța), Anglia, vestul Spaniei. Acestea sunt blocuri cilindro-conice așezate ordonat (*menhire*) sau galerii și camere formate din juxtapunerea unor blocuri masive, probabil morminte (*dolmene*). Pe unele blocuri sunt încrustate semne (simboluri).

Pe teritoriul României, o primă cultură neolitică importantă a fost *cultura Starcěvo-Criș*, care face parte din vastul complex cultural circummediteranean. Aceasta a fost urmată în Banat și Oltenia de *cultura Vinča*, de origine anatoliană (caracteristică fiind ceramica neagră și cenușie), iar în Moldova (parțial, și în Transilvania), de *cultura ceramicii liniare* (cu ornamente spirale-meandrice formate din linii continui). În sud-estul Munteniei și în Dobrogea s-a dezvoltat *cultura Hamangia*, o cultură care face parte tot din complexul cultural circummediteranean, dar este mai evoluată decât cultura Starcěvo-Criș. În bazinul mijlociu și superior al Tisei a luat naștere, pe fondul cultural al ceramicii liniare târzii din Câmpia Tisei, *cultura Tisa*. Una dintre cele mai strălucite culturi neolitice de pe tot continentul a fost *complexul cultural Cucuteni*, cu realizări artistice remarcabile în domeniul ceramicii.

Epoca metalelor

Începând cu mileniul al IV-lea î.e.n. omenirea părăseşte epoca pietrei şi intră în *epoca metalelor*. Folosirea cuprului în etapa chalcolitică a Neoliticului nu a marcat un progres însemnat al activităţii umane. Din cupru, un metal moale, s-au confecţionat mai întâi obiecte de podoabă şi de cult, ulterior unelte mai grele. În aliaj cu cositorul (staniul), cuprul dă naştere *bronzului*, metal mult mai rezistent. În Orientul Apropiat, în mileniul al IV-lea î.e.n., a început *epoca bronzului*. Metalurgia bronzului nu a înlăturat uneltele de piatră, os sau lemn. Din epoca bronzului provine şi carul cu roţi.

Între aceste epoci sunt decalaje temporale mari în diferite regiuni ale lumii. În nordul Europei occidentale chalcoliticul este cu totul inexistent iar epoca bronzului se individualizează doar pe la 1800 î.e.n.

Epoca fierului începe în Orientul Apropiat la sfârşitul mileniului al III-lea î.e.n., iar în Europa pe la 1200 î.e.n. Din fier s-au fabricat unelte şi arme rezistente. Producţia de bunuri creşte mult iar societatea omenească se structurează pe criteriul proprietăţii. Apar clasele sociale. Marea creştere demografică antrenează mişcări de populaţii ce duc la conflicte între comunităţi şi războaie. Începe perioada istorică a omenirii, când sunt inventate scrisul şi tehnologia.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

PRIVIRE DE ANSAMBLU ASUPRA ORIGINII ŞI EVOLUŢIEI VIEŢII

Istoria vieţii este cercetată multidisciplinar, pe baza datelor şi argumentelor oferite de ştiinţe diferite precum paleontologia, anatomia comparată, embriologia, genetica, biochimia şi geologia. *Evoluţia*, cel mai important concept din biologie, este şi cel mai complex. În linii mari, evoluţia este definită ca o schimbare graduală a sistemelor vii; adesea ea se referă la orice schimbare genetică şi fenotipică a organismelor din generaţie în generaţie.

Evoluţia s-a desfăşurat pe seama interacţiunii concomitente a mai multor factori şi a urmat căi complicate, creându-şi mereu o nouă condiţie de bază, care, la rândul ei are valoare evolutivă (se poate vorbi de *evoluţia evoluţiei*).

Apariţia vieţii

Viaţa în Univers este cunoscută, până în prezent, doar pe Pământ. Caracteristicile esenţiale ale vieţii sunt următoarele:

- *autoconservarea* – capacitatea sistemelor biologice de a extrage substanţă şi energie din mediul extern şi de a le folosi pentru propriile sinteze şi diferite activităţi. Pentru aceasta, un corp viu trebuie să prezinte o delimitare de mediul înconjurător (membrana celulară). Funcţia prin care un individ biologic interacţionează activ cu mediul său înconjurător, realizând schimburi de substanţă şi energie, se numeşte *metabolism.* Fără metabolism, sistemul ar regresa la starea de echilibru, în care nici o schimbare nu ar mai fi posibilă.

- *informaţia.* Un corp viu trebuie să deţină instrucţiuni cu privire la structură, la modul de desfăşurare a reacţiilor chimice ce produc şi menţin organizarea celulară. La toate celulele vii de astăzi *informaţia* este codificată în acizii nucleici (ADN), instrucţiunile sunt transportate de ARN iar proteinele sunt implicate în majoritatea reacţiilor chimice (există şi virusuri la care informaţia genetică este codificată în ARN).

- *complexitatea.* Organismele vii se disting prin *complexitatea* lor specifică. Cristalele conţin aranjamente spaţiale periodice de atomi, foarte ordonate, dar care conţin puţină informaţie. Acizii nucleici şi proteinele sunt *polimeri aperiodici*, şi această aperiodicitate îi face în stare să poarte mai multă informaţie. Prin definiţie o structură periodică este caracterizate prin ordine, iar o structură aperiodică este caracterizată prin complexitate.

- *creşterea* şi *autoreproducerea* – trăsături apărute la nivel celular dar întâlnite şi la complexele nucleoproteice. Creşterea şi autoreproducerea se realizează pe baza unui *program genetic* ce cuprinde toată informaţia necesară desfăşurării acestor procese. Punctul critic care a marcat apariţia vieţii a fost

apariția unui mod stabil de replicare. Fără autoreproducere, informația ar fi pierdută după fiecare generație. Programul genetic coordonează, de asemenea, *dezvoltarea* individului biologic, proces care cuprinde atât formarea părților componente, cât și etapele prin care individul ajunge la maturitate și își reia ciclul reproductiv. Erorile (*mutațiile*) apărute întâmplător în replicare (definite ca evenimente statistico-probabilistice) stau la originea diversității formelor de viață și sunt importante pentru o altă trăsătură a vieții – evoluția. Fără mutație, informația ar fi neschimbătoare și, deci, evoluția imposibilă.

- *autoreglarea* – proces de autocontrol ce are la bază conexiunea inversă și care asigură menținerea integralității și a echilibrului dinamic al sistemelor biologice.

- *evoluția* – perfecționarea permanentă a sistemelor biologice prin *selecție naturală*, în sensul supraviețuirii și perpetuării în diverse condiții de mediu. Prin autocontrol și selecție naturală sistemele individuale s-au modificat unele față de altele, ducând la apariția sistemelor supraindividuale: *populații* ce formează *specii*.

Aceste caracteristici au fost realizate o dată cu apariția celei mai simple forme de viață – *celula*. În lumea anorganică, cristalele minerale prezintă numai două dintre aceste caracteristici: structură organizată și capacitatea de autoreplicare.

Considerăm că viața, cea pe care o cunoaștem acum, a apărut aici, pe Pământ, din substanțele chimice existente. Această ipoteză poate fi testată prin observații și experimente. Complexe de molecule organice se formează în Spațiu, pe comete și asteroizi și în praful interstelar, și sunt conținute de meteoriții care lovesc Pământul. Aceste componente organice se formează probabil în mod natural în Spațiu deoarece toate aceste corpuri cosmice sunt scăldate permanent de radiația cosmică și stelară, care constituie o sursă de energie.

Carbonul. Originea vieții pe Pământ este legată de carbon și compușii acestuia. Carbonul prezintă o reactivitate extraordinară, formând covalențe cu majoritatea elementelor, cele mai stabile fiind cele formate cu el însuși, și cele formate cu atomi de hidrogen (rezultând substanțe numite hidrocarburi). De remarcat, în acest sens, este faptul că din cele 105 elemente chimice cunoscute în natură, 104 pot genera aproximativ 100000 de diverse combinații iar carbonul poate forma aproape 2000000 de combinații!

Legătura chimică dintre doi atomi de carbon înglobează mai multă energie decât oricare legătură covalentă formată de alte elemente chimice. De exemplu, legătura carbon-carbon înglobează 81 kcal/mol, în timp ce legătura a doi atomi de siliciu (element din aceeași grupă cu carbonul) înglobează 52 kcal/mol. Pe de altă parte, combinațiile carbonului cu hidrogenul

(hidrocarburi) sunt mult mai stabile decât hidrurile altor elemente. De exemplu, energia de legătură este de 99 kcal/mol în cazul hidrurilor carbonului, şi de numai 70 kcal/mol în cazul hidrurilor siliciului. În felul acesta siliciul poate da naştere la cel mult 10 hidruri, în timp ce, în cazul carbonului, numărul acestora poate fi de ordinul milioanelor.

Hidrocarburile, pe lângă marea lor diversitate, prezintă în comun o foarte mare stabilitate datorată mai multor factori: energia de legătură foarte mare, electronegativitate foarte apropiată între atomii de carbon şi cei de hidrogen, inerţia chimică datorată lipsei orbitalilor liberi şi a electronilor neparticipanţi.

Atomul de carbon este unic prin faptul că, în condiţii favorabile de temperatură şi presiune, poate da naştere unui număr imens de *catene*, care stau la originea substanţelor macromoleculare.

Lanţurile macromoleculare ale compuşilor carbonului prezintă, practic, o diversitate nelimitată, realizată pe mai multe căi: prin numărul diferit al monomerilor; prin ordinea şi legăturile diferite ale monomerilor; prin proporţiile diferite ale monomerilor; prin diferite modalităţi de împachetare a lanţurilor de monomeri; prin agregarea moleculelor de acelaşi fel sau de tipuri diferite.

Compuşii chimici ai carbonului au o răspândire practic universală. Apariţia lor are loc chiar în interiorul stelelor, o dată cu scăderea temperaturii acestora. Astfel, apar substanţe cum ar fi: cianul, N≡C—, care prefigurează aproape toţi compuşii carbonului; metinul, H—C≡, cu o reactivitate chimică foarte bună; dicarbonul, C_2, care precede formarea lanţurilor carbonice; metanul, CH_4, implicat în numeroase procese biotice şi abiotice.

Compuşii carbonului se găsesc şi în formaţiuni cosmice mult mai reci precum norii cosmici. În aceşti nori de praf cosmic, alături de amoniac, apă, hidrogen sulfurat, oxid de sulf, se află şi o serie de compuşi ai carbonului cum ar fi acidul cianhidric, cian-acetilena, metin-acetilena, acidul formic şi alcoolul metilic.

Apa. Viaţa, cea pe care o cunoaştem noi, constă din *celule*, compuse în cea mai mare parte din apă lichidă, care este o substanţă indispensabilă vieţii. Organismele vii conţin, în general, între 45 şi 95 procente apă. Nici un organism nu poate rămâne activ din punct de vedere biologic fără apă, care este importantă atât în mediul intern, cât şi cel extern.

Apa (H_2O) este importantă nu numai pentru faptul că este principalul constituent, din punct de vedere cantitativ, al organismelor vii, depăşind cu mult totalul celorlalţi constituenţi, dar ea prezintă importanţă şi pentru faptul că ia parte la organizarea structurală a sistemelor biologice şi la activitatea metabolică a acestora. Apa este un solvent deosebit pentru compuşii ionici sau pentru compuşii care se pot disocia în ioni, constituind un mediu de reacţie chimică. În celule, apa participă direct în numeroase reacţii chimice, fiind mediul în care au loc majoritatea reacţiilor chimice.

Apa, pe Pământ, poate exista în toate cele trei stări de agregare: solidă (gheața), lichidă și gazoasă (vapori). În stare lichidă, apa este substanța cea mai răspândită pe Pământ, astăzi ocupând ¾ din suprafața acestuia. Apa lichidă a constituit mediul de apariție a vieții, acum aproximativ 4 miliarde de ani, și mediul în care continuă să trăiască o mare parte din organismele vii.

Este imposibil de imaginat formarea unor celule bazate pe apă în spațiul interplanetar, acest proces putându-se realiza numai pe o planetă care are oceane și atmosferă.

Determinările experimentale au arătat că apa conținută într-un organism viu reprezintă, în medie, 70% apă intracelulară, 23% apă interstițială și 7% apă circulantă. De asemenea, s-a stabilit că plasma sanguină conține 93% apă, eritrocitele 60%, mușchii până la 80% etc. Există și structuri biologice care conțin o cantitate mai mică de apă (țesutul osos, producțiile cornoase ale pielii, părul etc.). De subliniat este faptul că, cu cât un organ sau țesut este sediul unor procese metabolice mai intense, cu atât cantitatea de apă conținută este mai mare. Astfel, în țesuturile embrionare apa poate exista chiar în proporție de 97%.

Evoluția materiei organice care a precedat nașterea vieții a reprezentat un proces destul de îndelungat, ce a durat aproximativ 200-400 de milioane de ani (aceste valori pot fi însă mai mici sau mai mari). Orice teorie a evoluției, care este opusă ideii creaționiste, trebuie să considere o perioadă de timp în care molecule lipsite de viață au dezvoltat proprietățile arătate mai sus, perioadă numită *evoluție chimică*. Știința este capabilă să argumenteze că, pe Pământ, fiecare pas în acest proces s-a putut realiza *în mod natural și de la sine*.

Mediul prebiotic

Formarea Sistemului Solar și a Pământului. Datarea izotopică a rocilor lunare și a meteoriților indică o vechime a Pământului de 4570 m.a. Pământul, împreună cu întreg Sistemul Solar, s-a format prin colapsul gravitațional al unui nor de praf interstelar și gaze. Sub acțiunea forței gravitaționale, norul de praf cosmic a luat forma unui *disc de acreție*, alcătuit din hidrogen, heliu, mici cantități de apă, azot, metan, fier solid și particule de silicați. În condițiile unor forțe gravitaționale imense și temperaturi de milioane de grade s-a declanșat reacția de fuziune a hidrogenului (reacții termonucleare) cu producerea de heliu, particule subatomice (dintre care radiația fotonică este percepută ca lumină) și energie termică. Cea mai mare parte din masa acestui sistem proto-solar s-a concentrat în centrul discului de acreție, creându-se condițiile declanșării reacțiilor termonucleare și apariției Soarelui. Din acreția materiei ce gravita inelar în jurul tânărului Soare au rezultat formațiuni solide, cu mărimi cuprinse între 1-10 km care, într-o perioadă de 1-100 m.a., s-au

concentrat, formând proto-planetele, printre care şi Pământul. Formarea planetelor s-a desăvârşit prin acumulare de materie prin bombardarea lor intensă, timp de sute de milioane de ani, cu asteroizi şi meteoriţi de diferite mărimi.

Pământul, în particular, a fost lovit în perioada finală a constituirii sale de un corp imens de mărimea planetei Marte; acest impact a dus probabil la spargerea în bucăţi şi la topirea întregii materii planetare. Din agregarea fragmentelor rezultate în acest cataclism, sub acţiunea forţei gravitaţionale, s-a format Pământul actual şi, probabil, Luna. Din studiul craterelor de impact de pe Lună reiese că Luna şi Pământul au suferit un bombardament masiv acum aproximativ 3900 m.a. şi probabil acelaşi lucru l-au suferit şi celelalte planete interioare.

În sprijinul ideii că Pământul a suferit un impact planetar în perioada de început a formării sale (W. K. Hartmann şi D. R. Davis, 1975 şi alţii) s-au adus următoarele argumente:

1. Pământul are un nucleu feros, în timp ce Luna nu are un asemenea nucleu. Acest lucru s-ar explica prin faptul că atunci când a avut loc impactul Pământului cu o altă planetă, fierul deja trecuse din manta în nucleu. Nucleul feros al corpului de impact s-a topit la impact şi s-a amestecat cu sfărâmăturile provenite în special din mantaua Pământului sărăcită în fier. Aşa s-ar explica de ce densitatea medie a Pământului (5,5 g/cm^3) este mai mare decât a Lunii (3,3 g/cm^3).

2. Luna are exact aceeaşi compoziţie de izotopi ai oxigenului ca şi Pământul, în timp ce rocile de pe Marte şi meteoriţii din Sistemul Solar au o compoziţie de izotopi ai oxigenului diferită de cea a Pământului. Rezultă că Luna s-a format din material aflat în apropierea Pământului.

3. Dacă un satelit mare precum Luna s-ar fi format pe calea unei evoluţii planetare normale atunci este greu de explicat de ce în cazul celorlalte plantete ale Sistemului Solar sateliţii sunt mult mai mici faţă de planetele lor (doar Pluto are un satelit de mărime apreciabilă).

Studii mai recente (R. M. Canup, 2000) susţin că Pământul, în partea finală a constituirii sale, a intrat în coliziune cu un corp planetar care a avut o treime din mărimea sa (aproximativ de mărimea planetei Marte). Fragmentele rezultate după impact s-au agregat la distanţa de 22500 km faţă de Pământ dând naştere Lunii. Luna nou formată a coexistat, probabil, un timp cu un disc interior de gaze şi sfărâmături de impact. Aceste fragmente mici au fost asimilate ulterior de Pământ şi de Lună. Din cauza distanţei mici faţă de Pământ, Luna a determinat asupra scoarţei terestre şi oceanului efecte mareice extraordinar de puternice în prima parte a Precambrianului.

Planetele interioare ale Sistemului Solar. În Sistemul Solar se găsesc două categorii de planete: planete cu volum mic şi densitate mare, cu suprafaţă solidă, pietroasă (Mercur, Venus, Pământ, Marte, Pluto, şi sateliţii mari precum Luna, Titan, Europa etc.) şi planete mari de constituţie gazoasă sau fluidă (Jupiter, Saturn, Uranus, Neptun). Planetele care pot oferi condiţii dezvoltării vieţii sunt cele mici, cu suprafaţă solidă, iar dintre acestea interesează aşa-numitele *planete interioare*, mai apropiate de Soare: Mercur, Venus, Pământ, Luna, Marte (aceste planete sunt interioare faţă de centura de asteroizi dintre Marte şi Jupiter, care gravitează în jurul Soarelui).

Toate planetele interioare au fost destul de adânc topite pentru a avea, în perioada lor de început, o suprafaţă fierbinte ce a degajat gazele ce formează

atmosfera lor. Dar aici asemănările se opresc şi fiecare planetă interioară a urmat propriul curs istoric.

O dată ce o planetă se răceşte, condiţiile de la suprafaţa sa sunt, în linii mari, controlate prin distanţa sa faţă de Soare şi prin gazele vulcanice care erup în atmosferă. Geologia unei planete influenţează deci, în mare măsură, şansele ca viaţa să poată apărea şi evolua pe ea.

Apa lichidă fiind un element vital pentru viaţă, rezultă că temperatura de la suprafaţa unei planete tinere este probabil factorul cel mai important care defineşte mediul prebiotic. Temperatura de suprafaţă este determinată în special de distanţa faţă de Soare: dacă este prea departe, apa va îngheţa; dacă este prea aproape, apa se va evapora.

Dacă Pământul s-ar fi aflat mai aproape de Soare cu numai 8 milioane de kilometri, temperatura atmosferei ar fi depăşit punctul de vaporizare a apei (100°C) şi apa s-ar fi vaporizat.

Dar distanţa faţă de Soare nu este singurul factor care influenţează temperatura de suprafaţă. O planetă cu o atmosferă primitivă care conţine gaze, precum metan, dioxid de carbon, şi vapori de apă captează radiaţia solară mai mult printr-un „efect de seră" şi va fi mai caldă decât se poate estima pe baza distanţei faţă de Soare. În plus, distanţa faţă de Soare în sine nu determină prezenţa apei pe o planetă, altminteri Luna ar fi trebuit să aibă oceane ca şi Pământul.

Un alt factor important în privinţa şanselor de apariţie a vieţii este mărimea planetei: dacă planeta este mică ea are un câmp gravitaţional slab iar gazele şi vaporii de apă se pierd în Spaţiu. Gazele pot, de asemenea, fi absorbite din atmosferă dacă acestea reacţionează chimic cu rocile de suprafaţă; ele pot fi eliberate din nou numai prin activitate vulcanică. O planetă mică se răceşte mai repede decât una mare, iar activitatea vulcanică încetează pe măsură ce interiorul ei îngheaţă. Gazele vulcanice conţin mari cantităţi de vapori de apă şi CO_2, care produc un puternic efect de seră. Pământul ar fi putut fi îngheţat pentru cea mai mare parte din existenţa sa dacă nu ar fi avut o cantitate importantă de CO_2 şi vapori de apă în atmosfera sa.

Cu aceste considerente de bază să analizăm şansele de existenţă a vieţii pe planetele interioare ale sistemului nostru solar. *Mercur* şi *Luna* au avut activitate vulcanică în perioada timpurie a istoriei lor, dar sunt planete prea mici. Ele s-au răcit rapid şi acum au o consistenţă solidă la interior. Gazele lor atmosferice au evadat rapid în Spaţiu din câmpul lor gravitaţional slab sau au fost spulberate de marile impacturi. Astăzi, Mercur şi Luna sunt fără atmosferă şi fără viaţă.

Venus este o planetă mai mare decât Luna sau Mercur, având aproape mărimea Pământului. Majoritatea suprafeței ei este acoperită de roci vulcanice. Ca și Pământul, Venus a avut o lungă și activă istorie geologică, cu un aport continuu de gaze în atmosferă din roca fierbinte. Venus are un câmp gravitațional puternic care poate ține la suprafața planetei gazele atmosferice. Dar Venus este mai aproape de Soare decât Pământul și radiația solară captată de vaporii de apă și de CO_2 mențin o temperatură ce nu permite condensarea vaporilor de apă. Apa a rămas în stare de vapori până când a fost disociată în hidrogen (H_2), care s-a pierdut în spațiu, și oxigen (O_2), care a reacționat cu roca de la suprafața fierbinte a planetei.

Astăzi Venus are o atmosferă densă, masivă, compusă în majoritate (95%) din CO_2. Gazele vulcanice reacționează în atmosferă, ducând la apariția de mici picături de acid sulfuric (H_2SO_4) ce formează norii ce ascund suprafața planetei. Vaporii de apă au dispărut complet. Deși acidul sulfuric reflectă 80% din radiația solară, CO_2 captează restul, astfel că temperatura de la suprafață este de aproximativ 450°C. Putem fi siguri că nu există viață pe Venus.

Marte prezintă un interes mult mai mare decât Venus din punct de vedere biologic. Ea este mai mică decât Pământul și mai departe față de Soare. Dar este destul de mare pentru a menține o atmosferă subțire, în special din CO_2. Marte este astăzi o planetă rece, uscată și bătută de vânturi; furtunile de praf acoperă uneori jumătate din planetă. Nu există apă lichidă iar solul este mult oxidat.

Dar când Marte era o planetă tânără, cu activitate vulcanică intensă, ar fi putut avea o atmosferă mai groasă, cu o cantitate apreciabilă de vapori de apă. Crăpăturile adânci din scoarță ar putea conține încă gheață ce ar putea genera apă lichidă dacă impacturi meteorice mari ar încălzi suprafața planetei. În trecutul îndepărtat se pare că Marte a avut apă la suprafață. Au existat mari inundații care au format canioane, canale și câmpii, precum și alte formațiuni ca bancuri de nisip, insule și linii de țărm. Craterele vechi de pe Marte, mai ales în câmpiile joase, au fost erodate de ape, iar în jurul și în interiorul lor s-au depus straturi de sedimente. Totuși, unele date recente arată că Marte a fost totdeauna rece și uscată, cu momente scurte de încălzire generate de impacturi. Revărsările de ape probabil s-au scurs și au secat rapid și nu s-au mai format oceane.

Marte a fost o planetă prea mică pentru a susține o activitate geologică de lungă durată. Pe măsură ce planeta s-a răcit, activitatea vulcanică a încetat. Atmosfera și apa au fost distruse de impacturi ori s-au pierdut printr-o lentă scurgere în spațiu și prin reacții chimice cu rocile și cu solul. Acum suprafața planetei este un pustiu uscat și înghețat și probabil așa a fost de trei miliarde de ani. Chiar dacă, în urma unui impact uriaș, s-ar forma apă lichidă, aceasta n-ar putea oferi condiții de viață pentru mult timp.

Revenind la *Pământ*, un rol principal în etapele următoare ale evoluției acestuia l-a avut *căldura*. Tânărul Pământ era cald pentru că, pe de o parte, procesul de acreție a generat căldură, iar pe de altă parte au acționat alte două procese: dezintegrarea radioactivă și impactul cu meteoriți.

Izotopii radioactivi ai unor elemente precum uraniul, potasiul sau thoriul erau mult mai abundenți în Pământul nou format decât sunt în prezent. Prin dezintegrarea radioactivă a acestor izotopi s-a produs, în perioada ce a urmat acreției, o cantitate semnificativă de căldură. Impactul cu meteoriți, eveniment rar astăzi, era foarte frecvent în perioada de tinerețe a Pământului. Urmele acestor impacturi s-au șters datorită fenomenelor ce caracterizează dinamica terestră, de exemplu eroziunea, dar s-au păstrat pe alte planete (Luna, Marte, sateliții altor planete). Deoarece majoritatea componentelor materiale ale noii planete, cu excepția metalelor, au o conductibilitate termică redusă, căldura rezultată din acreție, radioactivitate și impactul cu meteoriți a avut ca efect topirea parțială a corpului planetar. Fierul se topește la o temperatură mai mică decât silicații, în condiții de înaltă presiune, fapt ce a determinat infiltrarea topiturilor dense, bogate în fier, în zonele adânci ale planetei, silicații fiind dispuși deasupra lor. În acest fel se crede că a început să se separe un *nucleu* din metal topit de o *manta* de silicați. În timp, nucleul a devenit solid ca urmare a unei ușoare răciri a interiorului Pământului. Nucleul metalic este cel care generează câmpul magnetic al Pământului.

După separarea nucleului de manta se consideră că s-a format o scoarță de tip oceanic și, acum circa 4000 m.a., s-a diferențiat din manta și o scoarță continentală, mai ușoară. Cele mai vechi roci sunt datate la 3960 m.a. și au fost găsite în Canada (1989), dar cel mai bine cunoscute sunt cele din regiunea Isua (vestul Groenlandei), datate la 3800 m.a., formate din graniturі asociate cu roci vulcanice.

Se poate presupune că impacturile și erupțiile au eliberat gaze care au format o atmosferă groasă în jurul planetei, ce consta mai ales din CO_2, azot, în cantitate mică, vapori de apă, și gaze sulfuroase. Către 4 miliarde de ani în urmă suprafața Pământului a fost destul de rece pentru a se constitui o scoarță solidă, iar apa acumulată a format oceane. Apa oceanică a asigurat dizolvarea CO_2 din atmosferă și depozitarea lui în roci de tipul carbonaților pe fundul oceanului. Oceanul a putut absorbi atât de mult CO_2 încât pe Pământ nu s-a produs o supraîncălzire a atmosferei produsă de efectul de seră.

Aproape toate dovezile geologice ale acestor timpuri vechi au fost distruse, în special din cauza impactului catastrofic de acum 3,9 miliarde ani.

Dacă a existat viață pe Pământ aceasta a fost nimicită de cataclismul de acum 3,9 miliarde de ani. Formele de viață care stau la baza ființelor vii de astăzi au apărut după acest impact ce a sterilizat practic planeta.

Totuşi, impacturi mici ulterioare au putut stimula dezvoltarea vieţii pe Pământ. Toate cometele precum şi unii meteoriţi transportă molecule organice şi, în particular, ar fi putut aduce pe Pământ asemenea substanţe.

Procesele chimice de pe Pământ au putut însă conduce la formarea de substanţe organice. Radiaţia ultravioletă (UV) intensă a tânărului Soare a interacţionat cu atmosfera, generând mici cantităţi de numeroase gaze. Majoritatea acestora s-au dizolvat uşor în apă şi au căzut sub formă de ploi care au îmbogăţit suprafaţa planetei în compuşi ai carbonului. Gazele formate au fost amoniacul (NH_3), metanul (CH_4), monoxidul de carbon (CO), etanul (C_2H_6) şi formaldehida (CH_2O). Sub acţiunea descărcărilor electrice, nitraţii s-au regăsit în apă sub formă de acid azotic (HNO_3). Dar, probabil, cel mai important compus chimic a fost acidul cianhidric (HCN). Acesta se putea forma uşor în atmosfera înaltă sub acţiunea radiaţiei solare şi a impacturilor cosmice, şi apoi dizolvat în picăturile de ploaie. Astăzi, acidul cianhidric este distrus aproape imediat de oxigen, dar, în timpul Pământului tânăr, el se acumula în mici concentraţii în lacuri şi oceane. Acidul cianhidric este un compus de bază pentru apariţia unor molecule organice mai complexe precum aminoacizii şi bazele acizilor nucleici. Se poate spune că viaţa a apărut în condiţii care, se pare, ne-ar omorî acum instantaneu!

Formarea atmosferei. În primele câteva sute de milioane de ani ale Pământului, separarea nucleului de manta a produs o cantitate considerabilă de căldură, asociată cu eliberarea de gaze ce erau reţinute în materia internă a Pământului. Compoziţia atmosferei ce se forma a depins de natura proceselor generatoare de căldură pe planetă şi sincronizarea lor. Pentru explicarea formării atmosferei primare au fost propuse două ipoteze.

Prima ipoteză consideră că eliberarea de gaze din manta a avut loc înainte de formarea nucleului (adică de pătrunderea fierului în miezul adânc al planetei). În acest caz, atmosfera ar fi trebuit să conţină cantităţi substanţiale de hidrogen (H_2), carbonul s-ar fi prezentat sub formă de monoxid de carbon (CO) şi metan (CH_4), azotul ca N_2 şi amoniac (NH_3), iar sulful ca hidrogen sulfurat (H_2S).

A doua ipoteză presupune că, dimpotrivă, eliberarea de gaze a avut loc mai târziu, după separarea nucleului de manta şi migraţia fierului în nucleu. În acest caz, mantaua ar fi trebuit să fie mai oxidată (fierul are caracter reducător pentru că se oxidează prin cedare de electroni) iar principalii constituenţi ai gazelor degajate în atmosferă ar fi fost dioxidul de carbon (CO_2), azotul molecular (N_2) şi dioxidul de sulf (SO_2).

În ambele situaţii prezentate mai sus, atmosfera primitivă era lipsită de oxigen liber deoarece gazele vulcanice nu conţin oxigen. Pentru mai bine de două miliarde de ani tot oxigenul de la suprafaţa Pământului era inclus în alţi

compuşi (oxizi de fier, silicaţi, dioxid de carbon, monoxid de carbon), astfel că atmosfera a păstrat un *caracter reducător*.

O consecinţă a lipsei oxigenului liber din gazele atmosferice a fost absenţa *stratului de ozon* (O_3) din atmosfera primară. Ozonul (O_3) se formează din oxigen (O_2) sub acţiunea radiaţiei solare ultraviolete şi se acumulează în stratosfera inferioară, la 10-15 km înălţime. Cea mai importanţă proprietate a stratului de ozon este absorbţia celei mai mari părţi din radiaţia solară ultravioletă, cea cu undă scurtă, dăunătoare organismelor vii.

Radiaţia ultravioletă, absorbită de stratul de ozon, afectează structura ADN din celulele expuse la această radiaţie, inducând astăzi la om apariţia cancerului de piele.

Atmosfera formată prin eliberarea de gaze într-o etapă timpurie, conform primei ipoteze, ar fi fost prea reducătoare faţă de cazul în care s-ar fi format mai târziu, după separarea nucleului de manta; această atmosferă ar fi presupus reacţii mult mai puternice, în care electronii sau atomii de hidrogen erau adiţionaţi la reactanţi. Consensul actual în această privinţă este că eliberarea gazelor din manta a avut loc mai târziu, după individualizarea nucleului (conform celei de a doua ipoteze). Pe această cale s-a format o atmosferă mai puţin reducătoare (dar mai reducătoare decât gazele vulcanice actuale), dominată de CO_2 şi N_2.

Formarea hidrosferei. Există indicii consistente că anumite roci de la Isua (3800 m.a.), astăzi metamorfozate, au fost depozite sedimentare formate în apă. De asemenea, există indicii că unele curgeri de lavă (structuri de tip *pillow*), asociate rocilor de la Isua, s-au răcit în apă. Este aproape sigur că acum 3800 m.a. Pământul avea hidrosfera formată. Compoziţia chimică a oceanului primar ar fi trebuit să includă o serie de componente rezultate din expunerea rocilor fierbinţi la suprafaţă (particule de argilă, complexe bogate în fier).

Teoria cea mai larg acceptată consideră că substanţele organice ce au premers apariţia sistemelor vii au apărut în *bazinele acvatice marine*. Mediul planetar era deosebit fizico-chimic de cel actual. Oceanul primar avea ape calde, bogate în compuşi organici şi pH=8. Oceanul era învăluit de o atmosferă alcătuită din CO_2, NH_3, N_2, CO, CH_4, H_2O, lipsită de oxigen molecular şi străbătută intens de radiaţia cosmică reprezentată mai ales de razele ultraviolete.

Ca şi atmosfera, oceanul era, probabil, un mediu anoxic. Fierul din apă se găsea sub formă redusă (feroasă), Fe^{2+}. Deoarece fierul redus este mult mai solubil decât cel oxidat (feric), Fe^{3+}, care produce rapid precipitate insolubile în apa cu oxigen, oceanul primar conţinea, probabil, mult mai mult fier în soluţie, poate de 1000 de ori decât conţine oceanul actual.

Hidrosfera s-a format, probabil, în partea de mijloc a Arhaicului bazal (acum circa 4000 m.a.). Unii autori (Woese, 1979) consideră că suprafața Pământului, în timpul primelor stadii ale formării atmosferei, era prea fierbinte pentru a suporta un strat de apă, apa fiind prezentă mai ales sub formă de vapori. În plus, meteoriții mari care au bombardat Pământul la începutul Arhaicului ar fi generat suficientă căldură pentru ca suprafața oceanelor să fiarbă.

Indiferent când s-a format oceanul, acesta a fost mult timp un mediu mult mai puțin stabil decât este astăzi.

Clima Pământului arhaic. Temperatura medie la suprafața unei planete ca Pământul depinde de trei factori, toți variabili în timp: 1. energia radiantă a Soarelui (*luminozitatea solară*); 2. fracțiunea de energie solară incidentă pe suprafața planetei, care este reflectată înapoi în spațiul cosmic (*albedo*); 3. *efectul de seră* al atmosferei – o parte a căldurii emise de Pământ este absorbită de către atmosferă și re-radiată spre suprafața Pământului, în funcție de compoziția atmosferei.

Teoriile privind evoluția stelară sugerează că a existat o creștere a luminozității solare cu aproximativ 25-30% pe parcursul timpurilor geologice până în prezent. Un Soare mai rece în Arhaicul bazal ar fi determinat temperaturi la suprafața Pământului sub punctul de îngheț al apei; temperatura ar fi putut încă scădea prin creșterea albedo-ului ca urmare a stratului de gheață ce reflecta căldura în spațiu. Din aceste date rezultă că Pământul ar fi trebuit să fie o planetă complet acoperită cu gheață! Totuși, se apreciază că oceanele erau în stare lichidă, deoarece efectul de seră ar fi fost mai mare decât este în prezent, grație conținutului ridicat în CO_2 al atmosferei primare.

Se apreciază că în prima jumătate de miliard de ani din existența Pământului temperatura de la suprafața planetei depășea 100°C, iar apa nu se găsea în stare lichidă. O dată cu apariția apei lichide, acum aproximativ 4 miliarde de ani au apărut norii care au devenit un factor de reglare termică la suprafața Pământului. Dacă temperatura creștea, evaporarea apei ducea la un volum sporit de nori, a căror culoare albă creștea albedo-ul planetei, reflectând radiația solară. În cazul scăderii temperaturii, volumul norilor ar fi scăzut, permițând pătrunderea radiațiilor solare și intensificând efectul de seră.

Cele mai vechi roci din Arhaicul bazal, de acum aproximativ 3800 m.a., indică prezența unei cantități suficiente de apă lichidă la suprafața Pământului, care să întrețină procese geologice normale precum dezagregarea, eroziunea și sedimentarea.

Natura metasedimentelor de la Isua, de acum 3800 m.a., sugerează că pe Pământ erau suprafețe cu temperaturi medii sub punctul de fierbere al apei și deasupra punctului de îngheț. Se estimează că temperaturile medii nu au coborât sub punctul de îngheț prin efectul albedo; chiar și în timpul perioadelor glaciare,

temperatura medie a fost deasupra valorii de 0°C, iar Pământul a fost doar parțial înghețat.

Este foarte dificil de a defini o limită superioară pentru temperatura medie de la suprafața tinerei planete Pământ. Faptul că în Arhaicul bazal, acum 3800-3500 m.a., exista viață, nu înseamnă că temperaturile erau neapărat aceleași ca și în prezent. Bacteriile termofile trăiesc astăzi la temperaturi de 100°C sau chiar mai mari și conțin enzime care nu sunt denaturate la asemenea temperaturi. Dacă primul organism viu era termofil, Pământul ar fi putut avea o suprafață foarte fierbinte. Față de această supoziție s-a adus însă obiecția că proprietățile termorezistente ale enzimelor nu sunt larg întâlnite la organismele actuale. Totuși, sunt autori care consideră că termofilia este o stare primitivă comună la majoritatea bacteriilor actuale, iar viața ar fi putut apărea în medii fierbinți. Aceste considerații depind de măsura în care microorganismele moderne sunt reprezentative pentru strămoșii lor din Arhaicul bazal și dacă evoluția lor ulterioară nu le-a schimbat complet.

Se admite, în general, că temperaturile de suprafață din Arhaicul inferior și probabil Arhaicul bazal nu erau cu mult diferite de cele actuale. În schimb, se puteau produce evenimente severe precum furtuni puternice, impactul cu meteoriți, un nivel mai ridicat al radiației cosmice ultraviolete, care făceau din suprafața Pământului un mediu mai puțin ospitalier pentru viață.

Evoluția chimică prebiotică

Ipoteza evoluției chimice se bazează pe ideea că substanțele organice necesare vieții au apărut pe cale naturală, prin procese ne-biologice. Pentru a valida această ipoteză trebuie să se răspundă la două întrebări: 1. la începutul Arhaicului au fost condiții de mediu care să permită o evoluție chimică prebiotică ? și 2. care au fost etapele principale ale evoluției chimice și cum s-a realizat trecerea de la ne-viu la viu?

Referitor la prima întrebare există două categorii de dovezi pe baza cărora se poate răspunde afirmativ – la începutul Arhaicului au existat condițiile necesare unei evoluții chimice prebiotice. Prima categorie de dovezi o constituie dovezile extraterestre, iar a doua dovezile experimentale.

Dovezi extraterestre. Analiza chimică a unor meteoriți, precum cei căzuți în anul 1969 la Pueblo de Allende (Mexic) și Murchison (Australia), a relevat că aceștia conțin substanțe organice complexe. Meteoritul de la Murchison conține hidrocarburi și, mai important, *aminoacizi* aflați într-un amestec de izomeri D și L. Pe Pământ organismele produc numai izomerii L ai aminoacizilor. Prezența în meteoritul de la Murchison a izomerilor D, împreună cu peste 70 de aminoacizi diferiți, mulți dintre aceștia nefiind asociați cu organismele vii de pe Pământ, constituie o dovadă puternică pentru originea

extraterestră a acestor molecule organice; se exclude, astfel, o posibilă contaminare cu materia organică de pe Pământ. Prezența unei mari varietăți de substanțe organice (hidroxiacizi, acizi mono- și dicarboxilici, uree, amide, cetone, aldehide, hidrocarburi, alcooli, amine) nu lasă nici un dubiu că evoluția chimică în mediul extraterestru a trecut de mult de etapa moleculelor simple. Cu toate acestea, procesele chimice care stau la baza acestor sinteze și locul unde se petrec ele rămân puțin înțelese.

Încă din anii 1930 astronomii au dedus, din analiza liniilor de absorbție ale spectrului vizibil al stelelor foarte fierbinți și îndepărtate, că există molecule organice în spațiul interstelar. Mai recent, pe baza unor tehnici de analiză radiospectrală au fost puse în evidență în jur de 70 de tipuri de molecule din spațiul interstelar, ce variază în complexitate de la molecule cu doi atomi (OH, CO, CN etc.) până la molecule cu 13 atomi (de exemplu ciano-penta-acetilena, $[H(C_2)_5CN]$). Pare puțin probabil însă ca asemenea reacții chimice să se producă într-un mediu al prafului interstelar dens, cu temperaturi foarte joase (sub minus 170°C) și cu o densitate de mai puțin de 106 particule la metru cub.

Compușii organici sunt, de asemenea, comuni și în Sistemul solar. În atmosfera planetei Jupiter au fost evidențiate hidrocarburi simple iar culoarea norilor săi indică procese de sinteză organică. Prezența hidrocarburilor este explicată prin acțiunea fotochimică a radiației ultraviolete și cea din spectrul vizibil.

În atmosfera lui Titan, unul din sateliții lui Saturn, au fost puse în evidență metan și mici cantități de alte hidrocarburi; satelitul are o culoare maro-roșiatică din cauza prezenței materiei organice.

Toate datele acumulate par să indice că elementele de bază ale proteinelor (aminoacizii) și anumiți componenți ai bazelor din alcătuirea acizilor nucleici (purine și unele pirimidine) s-au format prin evoluție chimică la scară cosmică. Pe baza datelor oferite de chimie se poate considera că apariția vieții nu este un fenomen neobișnuit, ci un rezultat firesc al chimiei carbonului, hidrogenului, oxigenului, azotului și sulfului. Dar modelul potențial al unei evoluții chimice a materiei organice este influențat de condițiile particulare ale unui anumit tip de mediu, fie un nor interstelar, fie un planetoid sau planetă; procesele ulterioare apariției vieții vor fi supuse constrângerilor mediului fizic sau chimic al planetei respective.

Dacă moleculele organice, constituente ale vieții, sunt omniprezente în spațiul cosmic se pune întrebarea dacă acestea au putut constitui o sursă importantă în inițierea proceselor prebiotice de pe Pământ. Impactul unor meteoriți mari ar putea distruge materia organică din conținut, deoarece la impactul cu atmosfera aceștia se aprind, devenind o sferă de foc; meteoriții cei mai mici se dezintegrează și ard total în atmosferă. Există însă particule de

materie infime (10^{-6} m) ce gravitează în jurul unei planete. S-a dovedit că aceste particule ar fi putut atinge suprafața Pământului, fără ca moleculele organice conținute să se altereze, contribuind, nu putem ști în ce măsură, la stocul de molecule organice existent. Desigur, materia organică a putut evolua pe Pământ fără nici un aport din Spațiu.

Dovezi experimentale. O a doua cale de a demonstra posibilitatea evoluției chimice pe Pământ este aceea de crea în laborator condiții asemănătoare celor presupuse că au existat pe Pământul primitiv și a vedea ce reacții chimice se produc. Conform cu teoria lui Oparin-Haldane și versiunile ei ulterioare, scenariul evoluției chimice prezintă o atmosferă anoxică, ușor reducătoare, activată în special de radiațiile ultraviolete și descărcările electrice. Moleculele organice simple sunt depozitate în oceane unde, în continuare, sunt supuse reacțiilor chimice.

Condițiile necesare evoluției chimice spre viață

Sursa de energie. Energia este necesară formării moleculelor organice complexe în absența vieții, în prezența unor simpli precursori. Sursele de energie care au putut sta la baza producerii reacțiilor chimice în etapa prebiotică a Pământului sunt: radiația solară totală (în special radiația ultravioletă), descărcările electrice, radioactivitatea naturală, șocurile produse de impactul meteoriților sau fulgerelor, căldura vulcanică, radiația cosmică. Dintre acești factori, de departe cel mai mare aport energetic vine de la Soare. Dar nu cantitatea de energie solară, ci *tipul de radiație* este important, deoarece numai radiația cu o lungime de undă sub 200 nm poate disocia moleculele de apă și de metan în radicali activi, inițiind sintezele organice. Acest tip de radiație reprezintă numai aproximativ 1,2% din *radiația ultravioletă*, dar a constituit o sursă importantă de energie pentru sinteza moleculelor organice.

După radiația ultravioletă urmează, ca importanță, *descărcările electrice* care erau, probabil, la fel de frecvente în atmosferă ca și astăzi. Căldura necesară reacțiilor chimice putea proveni și prin dezintegrarea radioactivă, impactul cu meteoriți sau prin revărsările de lavă cu temperaturi de peste 1000°C – temperatură suficientă pentru a disocia metanul. Particulele alfa și beta emise prin dezintegrarea radioactivă a unor elemente ca uraniul și potasiul puteau juca, de asemenea, un rol în activarea chimică a atomilor.

În condiții de laborator se utilizează descărcările electrice pentru a simula fulgerele de pe Pământul primitiv, particule de înaltă energie în ciclotron, în locul radioactivității rocilor, razelor cosmice sau căldurii activității vulcanice; unde de șoc sau bombardamente laser pentru a simula impactul meteoriților, lămpi pentru radiația UV solară. Toate aceste surse de energie au existat pe Pământul tânăr.

Protecția. Persistența aportului energetic (în special căldura) va distruge orice molecule organice complexe care se formează în reacții, astfel că după ce se formează, ele trebuie rapid să fie protejate de radiația puternică. Experimentele de laborator sunt adesea astfel proiectate pentru a permite moleculelor organice să cadă (să se adune în picături) în apă caldă departe de sursa de energie. Pe Pământul tânăr, moleculele puteau fi protejate sub apă, în crăpături ale rocilor, gheață sau sediment.

Concentrarea. Toate reacțiile chimice decurg mai bine la concentrații înalte. Viața este bazată pe apă, dar prea multă apă diluează substanțele chimice care, în consecință, vor reacționa mai slab. Anumite procese au trebuit deci să conducă la concentrarea substanțelor chimice pe Pământul primitiv. Evaporația este cel mai simplu proces, dar există și altele precum adsorbția pe suprafețe de argilă.

Cataliza. Enzimele sunt substanțe organice cu rol catalitic. Catalizatori corespunzători ar fi putut stimula reacții chimice dificile, chiar la niveluri energetice și concentrații scăzute. Mai târziu, ultimele stadii spre viață puteau fi ajutate de catalizatori captați pe sau la interiorul membranelor.

Etape ale evoluției chimice prebiotice

Concepția modernă asupra originii vieții, bazată pe teoria lui Oparin-Haldane, fondată în anii 1920, și pe alte teorii mai noi, consideră că viața este un rezultat al evoluției substanțelor organice în condițiile planetei Pământ (A. I. Oparin, 1922; J. B. S. Haldane, 1929). Apariția vieții a fost precedată de o lungă perioadă de evoluție chimică. În conformitate cu această teorie, materia viului a apărut în mai multe etape, pe cale abiogenă:

1. Sinteza celor mai simple substanțe organice conținând carbon, azot și hidrogen.
2. Sinteza principalilor polimeri macromoleculari.
3. Formarea de complexe macromoleculare capabile de schimb de substanțe și energie cu mediul și de autoreproducere.
4. Apariția primelor forme de viață.

1. Sinteza celor mai simple substanțe organice conținând carbon, azot și hidrogen

În prezent este stabilit că sinteza chimică prebiotică s-a desfășurat în condițiile unei atmosfere reducătoare și sub influența unor surse de energie dintre care cele mai importante au fost, probabil, radiațiile ultraviolete ale Soarelui, descărcările electrice, precum și radioactivitatea, căldura de la

impacturile meteorice şi energia termică a activităţii vulcanice. În aceste condiţii s-au putut forma substanţe organice esenţiale din componenţa materiei vii ca zaharuri, aminoacizi, baze azotate (purine şi pirimidine), diferite nucleotide, tioesteri şi acizi graşi.

Numeroase experimente au arătat că majoritatea aminoacizilor, găsiţi în celulele vii astăzi, s-au putut forma pe cale naturală în condiţiile Pământului primitiv, dintr-o serie vastă de compuşi şi în condiţii foarte diferite. Ei se formează rapid din amestecuri care includ gazele atmosferei primitive. Aminoacizii care se formează cel mai uşor în experimentele de laborator sunt cei mai comuni în celulele vii de astăzi. Singura condiţie majoră este aceea că aminoacizii nu se formează dacă oxigenul este prezent.

Prima încercare de reconstituire în laborator a condiţiilor prebiotice ale Pământului a fost realizată în 1953 de Stanley Miller de la Universitatea din Chicago. El a introdus într-un vas de sticlă 200 cm^3 de apă („oceanul") apoi, după evacuarea aerului din aparat, a adăugat hidrogen (12%), metan (26%) şi amoniac (26%) („atmosfera"). Apa a fost încălzită la 80°C şi timp de o săptămână amestecul a fost supus unor descărcări electrice ce simulau fulgerele. La sfârşitul experimentului, apa şi vasul s-au colorat în roşu închis ca rezultat al sintezei de molecule organice. În balon s-a găsit un amestec gazos compus din CO, CO_2, N_2. Substanţele organice cuprindeau mai mult de jumătate din cei 20 de aminoacizi care apar în componenţa proteinelor, alături de alţi aminoacizi care nu apar în proteine; de asemenea s-au obţinut acizi graşi, hidroxialdehide, zaharuri, purine (adenina şi guanina), pirimidine (uracilul, timina şi citozina), care sunt constituenţi importanţi ai ARN şi ADN.

În alte experienţe, realizate de C. Ponnamperuma (1965-1969), pe lângă aminoacizi s-au mai obţinut diferite baze azotate, elemente de bază din constituţia acizilor nucleici (adenină, guanină, uracil, timină), precum şi alte substanţe organice – acizi organici, glucide (riboza, dezoxiriboza – componente ale acizilor nucleici).

Rezultatele obţinute de Miller au fost foarte promiţătoare dar, în prezent, se consideră că atmosfera creată în experiment nu reconstituie în mod acceptabil atmosfera primitivă a Pământului, fiind prea reducătoare. O astfel de atmosferă reducătoare ar corespunde cu atmosfera formată în ipoteza, respinsă acum, că eliberarea gazelor din manta a avut loc înainte de individualizarea nucleului. Aşa cum s-a arătat mai sus, în prezent se consideră că atmosfera s-a format mai târziu, după separarea nucleului feros de manta, având un caracter nu atât de reducător (dar mai reducător decât este astăzi).

Experimente mai recente ale lui Miller au arătat că descărcările electrice printr-un amestec de CO_2, N_2 şi H_2O produc în principal acizi azotoşi şi acizi azotici şi nu componenţi organici. Totuşi, în prezenţa hidrogenului gazos se

produc şi cantităţi mici de acid cianhidric (HCN) şi formaldehidă (CH_2O), molecule ce pot servi ca precursori în sinteza de zaharuri şi aminoacizi.

În general, se pare că prezenţa unui gaz reducător (H_2, CH_4, CO) era necesară unei sinteze organice în atmosferă şi s-a presupus că mici cantităţi din aceste gaze erau prezente în atmosfera primitivă. Rămâne însă de văzut dacă aceste mici cantităţi de gaze au fost suficiente pentru a permite o sinteză organică în atmosferă. În cazul în care aceste gaze nu erau suficiente, iar alte gaze înalt reducătoare nu existau, atunci se pune întrebarea cum au apărut componentele chimice de bază ale vieţii? O posibilitate o reprezintă aportul extraterestru; o altă posibilitate a fost interacţiunea dintre mineralele anorganice. În soluţii ce conţin fier redus (Fe^{2+}), CO_2 poate fi redus la formaldehidă (CH_2O) prin iradiere cu lumină ultravioletă; de aici rezultă că soluţiile feroase puteau constitui o sursă chimică reducătoare importantă pe Pământul prebiotic. Alte experimente au arătat că iradierea cu raze ultraviolete a apei ce conţine particule de argilă în suspensie şi CO_2 dizolvat duce la producerea de metanol (CH_3OH) şi alţi componenţi organici simpli. Particulele de argilă şi de Fe^{2+} puteau proveni din dezagregarea rocilor urmată de transportul lor în ocean. Emanaţiile hidrotermale eliberează cantităţi considerabile de Fe^{2+} şi praf, iar acestea pot ajunge în atmosferă o dată cu apa luată de furtuni sau la impactul cu meteoriţi. Chiar dacă primele molecule organice s-au format în atmosferă, conform cu modelul Oparin-Haldane ele trebuiau să ajungă în ocean, deoarece condiţiile înalt reactive din atmosferă le-ar fi distrus pur şi simplu prea repede pentru a mai fi capabile de o viitoare sinteză organică.

Aminoacizii se formează uşor pe suprafaţa particulelor de argilă. Mineralele din argilă sunt abundente în natură, au o structură cristalină lineară şi proprietatea de a atrage şi a adsorbi substanţele organice.

Molecule organice apar în comete şi meteoriţi. Dintre acestea, unele dintre cele mai comune sunt, de asemenea, abundente în experimentele de laborator. Zaharurile şi bazele acizilor nucleici au fost, de asemenea, găsite în meteoriţi, astfel că aceşti compuşi ar fi putut fi acumulaţi în anumite cantităţi pe Pământul tânăr. Nu ştim cât de multă materie organică s-a acumulat prin sinteză naturală organică pe Pământ şi cât de multă materie organică a provenit din comete şi meteoriţi. Oricare ar fi fost calea, pe Pământ au existat materiile necesare care au determinat reacţiile următoare ale apariţiei vieţii.

2. Sinteza principalilor polimeri macromoleculari

Următorul stadiu al evoluţiei chimice spre viaţă a fost apariţia macromoleculelor prin polimerizarea unor molecule mici. Principalele macromolecule care intră în compoziţia organismelor, polizaharidele, proteinele

şi acizii nucleici, sunt polimeri formaţi prin combinarea unor subunităţi numite *monomeri*. Reacţiile de polimerizare, care generează aceste molecule mari aparţin unei categorii de reacţii numite *condensare*. În timpul reacţiei de condensare unul din compuşii rezultaţi este apa. Macromoleculele se formează în urma unor condensări repetate ce necesită un consum de energie. În mediul prebiotic, polimerii care s-au format mai rapid şi care au fost mai stabili au ajuns să predomine. Se pune întrebarea în ce condiţii de mediu reacţiile de polimerizare au dus la apariţia principalelor substanţe macromoleculare? Timp de milioane de ani compuşii organici simpli precum HCN şi CH_2O s-au acumulat în ocean şi aceştia ar fi putut realiza concentraţii înalte în bazinele mici secate.

Sub acţiunea razelor ultraviolete sau a descărcărilor de scântei, din HCN şi CH_2O se poate obţine un şir de molecule mult mai complexe, ce puteau duce la sinteza prebiotică de zaharuri. De asemenea, HCN, prin descărcare de scântei şi în condiţii reducătoare, poate produce o serie de aminoacizi, deşi în cantitate mică. Monomerii formaţi pe cale prebiotică puteau polimeriza prin *fosforilare* (adăugarea unei grupări fosfat).

Este dificil de acceptat că întregul ocean a devenit o „supă" concentrată de reactanţi primari, după cum postulează teoria Oparin-Haldane. O posibilitate acceptată astăzi este aceea că suportul reacţiilor de polimerizare prebiotică a fost reprezentat de *suprafeţe anhidre expuse* precum argila, pirita sau sticle bazaltice. Macromoleculele acumulate într-un film organic pe aceste suprafeţe anhidre au putut da naştere la structuri auto-replicative.

Bernal (1967) sugerează că moleculele de HCN, CH_2O şi alte molecule, puteau fi adsorbite, concentrate şi reacţionate la suprafaţa particulelor de argilă. Aceste argile încărcate cu reactanţi puteau fi concentrate în spume de suprafaţă şi împinse spre estuare unde se depuneau nămoluri tot mai concentrate – „scenariul originii vieţii în bazine calde, puţin adânci".

O altă posibilitate de sinteză a macromoleculelor este *polimerizarea termică*. În anii 1950, Sidney Fox, de la Universitatea din Florida, a obţinut pe această cale (încălzind un amestec de aminoacizi şi apoi răcit) polimeri de tipul proteinelor, numiţi *proteinoizi*. Aceştia prezintă numeroase proprietăţi ale polipeptidelor. De exemplu, atât proteinoizii cât şi polipeptidele se descompun, în condiţii identice de aciditate, în aminoacizii componenţi; proteinoizii pot avea, de asemenea, *proprietăţi catalitice* asemănătoare cu cele ale enzimelor.

O altă caracteristică interesantă a proteinoizilor obţinuţi pe cale termică este aceea că prezintă o tendinţă marcată de *auto-organizare*.

Într-un experiment, a fost încălzit timp de 10 ore un amestec de acid glutamic, glicină şi tirozină (inclusiv izomerii). Dacă s-ar fi combinat la întâmplare, aceşti aminoacizi ar fi trebuit să formeze aproximativ 36 feluri de tripeptide conţinând tirozină. În realitate, s-au format numai două

feluri de tripeptide, într-o cantitate de 19,2 mai mare decât ne-am fi aşteptat printr-o sinteză întâmplătoare. Probabilitatea ca acest rezultat să fie datorat întâmplării este mai mică de 1 la 106.

Fox a observat că dacă se pun proteinoizi în apă caldă şi apoi sunt răciţi, aceştia formează structuri sferice cu un diametru remarcabil de uniform, de aproape 2μm, care au fost numite *sfere de proteinoizi*. Comparativ cu proteinele, *sferele de proteinoizi* au greutate moleculară mică (cuprinsă între 4000 şi 10000 unităţi atomice de masă). Aceste microsfere de proteinoizi sunt insolubile, foarte stabile în apă şi au sugerat un posibil model pentru proto-celule. Fox a conchis că astfel de sinteze s-au putut realiza în apele fierbinţi din vecinătatea efuziunilor submarine şi a vulcanilor – „scenariul originii vieţii în medii fierbinţi"

Spre deosebire de coacervate, care iau naştere dintr-un amestec de apă şi substanţe macromoleculare introduse dinainte în soluţie, microsferele de proteinoizi se formează spontan, prin condensare, imediat după sinteza lor din aminoacizi. Experimental, S. W. Fox şi C. Ponnamperuma (1965-1969) au obţinut la temperaturi cuprinse între 65 şi 120°C, plauzibile în condiţiile unei planete tinere, *microsfere de proteinoizi.*

Sferele de proteinoizi pot fi considerate cel mai simplu model al „protocelulei":

- sunt înconjurate, analog celulelor, de o membrană cu proprietăţi osmotice;
- moleculele din mediul înconjurător pot traversa numai selectiv această membrană;
- în interiorul sferelor de proteinoizi nu au loc sinteze de biopolimeri, ele se „nutresc" heterotrof;
- sunt capabile de creştere şi înmulţire prin înmugurire (însuşiri esenţiale ale vieţii);

Spre deosebire de celule, microsferele de proteinoizi nu prezintă un sistem de codificare a informaţiei.

În evoluţia materiei organice, moleculele de proteinoizi şi cele de acizi nucleici s-au ordonat în structuri microsferice, pe un suport mineral cristalin cu rol polimerizant. Aceste *microsfere* aveau stabilitate, erau capabile să absoarbă substanţe din soluţie şi să crească. Sub influenţa unor catalizatori sau a razelor ultraviolete, în interiorul microsferelor reacţiile chimice se accelerează şi creşte absorbţia, constituindu-se o formă primitivă de *metabolism.* Hidroliza ATP în ADP şi P în interiorul acestor microsfere a produs *energia* necesară reacţiilor interne. Prin mărirea volumului s-a creat perspectiva multiplicării lor prin diviziune.

Legarea moleculelor de aminoacizi în lanţuri, pentru a se forma molecule de tipul proteinelor, presupune pierderea de apă (reacţie de

condensare), de aceea cercetătorii au încercat experimente cu evaporație în care să stimuleze procese specifice condițiilor Pământului primitiv. Temperaturile înalte produc evaporarea, dar ele, de asemenea, pun o problemă, deoarece moleculele organice tind să se rupă dacă sunt încălzite: cu cât o moleculă este mai lungă, cu atât este mai vulnerabilă de a se distruge.

Acizii nucleici (ADN și ARN) au structuri alcătuite din baze azotate, zaharuri și fosfați. Toate cele patru baze ale acizilor nucleici pot fi obținute în condițiile experimentelor de laborator. Zaharurile se formează în experimente care simulează curentul de apă din izvoarele fierbinți peste straturile argiloase. Mineralele fosfatice apar în natură asociate cu activitatea vulcanică. Toți compușii necesari formării acizilor nucleici au fost prezenți pe Pământul primitiv, iar combustibilul celular ATP (adenozin-trifosfat) se putea, de asemenea, forma ușor.

Legarea între zaharuri, fosfați și baze azotate (ale acizilor nucleici) pentru formarea de fragmente de acid nucleic numite *nucleotide* este de asemenea un proces de condensare, iar fosfații înșiși pot acționa catalitic în acest proces. Lanțurile de nucleotide se formează mult mai ușor pe suprafața unor fosfați sau argilă decât în suspensie în apă.

3. Formarea complexelor macromoleculare capabile de schimb de substanțe și energie cu mediul și de autoreproducere

Oparin a obținut, prin agitarea unui amestec format dintr-o proteină cu moleculă mare și un polizaharid, niște sfere numite *coacervate*. Coacervatele sunt amestecuri de proteine diferite sau de alte substanțe coloidale (lat. *acervo* – a aduna la grămadă); ele sunt destul de stabile și se formează în soluțiile diferitelor tipuri de polimeri.

Coacervatele au proprietăți relevante privind originea vieții. Când se adaugă diferite substanțe la un preparat cu coacervate, acele substanțe se concentrează în interiorul coacervatelor. La exteriorul suprafeței lor, lipidele formează o structură asemănătoare membranei celulare, care dă consistență sferei și ajută la controlul trecerii substanțelor în interiorul și spre exteriorul sferei. În plus, dacă molecule de enzime sunt adăugate la ele, coacervatele prezintă un fel de „metabolism". Ele pot absorbi substraturi, pot cataliza reacții și permit produșilor să difuzeze înapoi în soluție.

Coacervatele sunt posibili precursori ai celulelor, deoarece ele prezintă o structură datorită căreia se pot menține condiții interne diferite de cele ale mediului exterior. Această structură permite reținerea și concentrarea anumitor substanțe, reacții noi și eliminarea produșilor la exterior. Coacervatele în care reacțiile chimice sunt mai bine controlate pot supraviețui mai mult timp decât

cele cu un control mai redus; ca urmare, la acestea au putut evolua mecanisme catalitice mai perfecționate. Cele care au dezvoltat o capacitate mai bună de a replica reacțiile interne puteau crește mai mari. Dar, când au ajuns mai mari, coacervatele au devenit instabile și agitațiile fizice le spărgeau în picături mai mici. În timpul acestei forme primare de reproducere, anumite molecule ale lor puteau trece sub forma unor copii brute la picăturile fiice. În acest stadiu, anumite coacervate puteau acumula suficient ARN pentru a controla sintezele și utiliza energia încorporată în legăturile moleculei de ATP în menținerea homeostaziei. În oceanul primar a apărut și o *selecție naturală* între coacervate pentru că unele se dezvoltau, probabil, prin înglobarea altora.

Evoluția sistemelor replicative

Joyce (1989) consideră că viața a început fără acizi nucleici, structura lor fiind foarte complexă, existând la început un sistem replicativ mai simplu – modelul argilelor replicative. Ulterior, controlul replicării va trece asupra acizilor nucleici.

a. Modelul argilelor replicative. Cairns și Smith (1985) consideră că particulele de argilă cu suprafața încărcată electric ar fi putut constitui un model de replicare, ce a precedat formarea acizilor nucleici. Argilele replicative adsorb, concentrează și organizează molecule organice pe suprafața lor, acționând mai curând ca un catalizator. Informația genetică era stocată ca o distribuție a sarcinilor electrice pe suprafața particulei de argilă și era replicată prin interacțiunile ionice cu straturile de suprafață nou formate. Rămâne însă o problemă nerezolvată și anume cum au fost sintetizați acizii nucleici pe suprafețele de argilă, cum au preluat ei rolul de matriță și cum au evoluat celulele din asemenea agregate moleculare de pe argilă.

Acest model de sistem replicativ, ce a precedat apariția acizilor nucleici, a fost pus în legătură cu un alt model nou: atmosfera ca mediu principal al evoluției chimice prebiotice și nutriția autotrofă ca formă primară de nutriție. Acest din urmă model este prezentat mai jos, în cadrul subcapitolului referitor la sursele de energie și nutriția primelor celule.

b. Acizii nucleici. Acizii nucleici, comparativ cu proteinele, au avut o evoluție prebiotică mult mai dificil de descifrat. Purinele (adenina și guanina) pot fi derivate din HCN, destul de simplu, dar este mult mai greu de a deriva pirimidine (timina, citozina și uracilul) și nu este stabilită în acest sens nici o cale evidentă prebiotică. De asemenea, este greu de stabilit cum a avut loc formarea nucleozidelor (baze azotate purinice sau pirimidinice plus riboză C-5), cum s-a realizat fosforilarea nucleozidelor pentru a da nucleotide (exemplu

ATP) sau cum au polimerizat nucleotidele pentru a da naştere acizilor nucleici, capabili de autoreplicare.

Este cunoscut faptul că la organismele actuale proteinele se sintetizează printr-un proces care începe cu *transcripţia* informaţiei de la ADN la o moleculă de ARNm şi continuă cu *translaţia* acestei informaţii la nivelul ribozomilor din citoplasmă unde are loc sinteza din aminoacizi a proteinei respective. În aceste etape ale sintezei proteice intervin enzime catalitice care sunt proteine. Se pune întrebarea cum a evoluat acest sistem bine reglat dacă proteinele catalitice au nevoie de acizi nucleici pentru a se forma iar acizii nucleici au nevoie de proteine care să catalizeze propria lor replicare? Răspunsul este legat de cel mai simplu acid nucleic, ARN. În anul 1981 s-a descoperit că la protistul *Tetrahynema thermophilla* ARN are rol catalitic în sinteza proteinelor. ARNs (=ARN solubil sau transportor) care catalizează sinteza proteică, numit *ribozimă*, a fost apoi descoperit la multe alte organisme.

Se cunosc virusuri care folosesc ARN ca material genetic atât cu rol informaţional (codificarea informaţiei genetice), cât şi funcţional (enzimatic), genotipul şi fenotipul fiind combinate într-o singură moleculă. Ribozomii, sediul sintezei proteinelor, reprezintă structuri de ARN catalitic pliat tridimensional.

Evoluţia sistemului actual de sinteză macromoleculară (ADN → ARN → proteine) a decurs treptat, din procese mult mai simple. Primii acizi nucleici a trebuit ca să fie capabili atât de replicaţie cât şi de translaţie. Există motive temeinice să se considere că primul acid nucleic care a avut aceste roluri a fost ARN. Argumentul cel mai convingător în acest sens este acela că ARN poate realiza o *activitate catalitică,* asemănătoare cu cea a enzimelor. Anumite secvenţe de ARN, *ribozimele,* pot acţiona ca enzime şi pot cataliza sinteza ARN chiar atunci când nici o proteină nu este prezentă. Alte secvenţe de ARN accelerează asamblarea proteinelor. Probabil primele entităţi vii erau segmente de ARN, ribozime prinse în interiorul lipozomilor şi care s-a întâmplat să aibă structura corespunzătoare pentru a acţiona ca enzime cu rol în autoreplicarea ARN. Teoretic, ribozimele ARN de pe Pământul primitiv s-ar fi putut autoreplica fără proteine, încet şi inexact şi de aceea ar putea fi considerate vii. Ribozimele sunt, uneori, numite „gene nude", dar în realitate ele puteau fi localizate în lipozomi. Ribozimele care din întâmplare au conţinut ARN ce codifica proteine-enzime s-au putut replica mai rapid decât alte ribozime.

Există şi alte motive pentru a considera că ARN a precedat evolutiv ADN şi a avut un rol important în metabolismul celulei şi anume (Joyce, 1989):

1. Monomerii de ADN (dezoxiribonucleotide) au fost sintetizaţi *din* monomeri ARN (ribonucleotide) şi nu pe cale independentă; acest fapt indică primatul ARN în raport cu ADN.

2. ARN intervine în câteva procese celulare cheie şi anume sinteza ADN, translaţia şi sinteza proteinelor.

Se poate trage concluzia că ARN a fost materialul genetic al primelor celule sau protocelule şi putea fi implicat în mai multe activităţi celulare decât este astăzi. Primul cod genetic a fost bazat pe ARN, care cataliza atât propria replicare cât şi alte reacţii chimice. În soluţii, ADN este mai puţin stabil decât ARN.

Cu privire la modul în care a apărut ARN au fost sugerate două posibilităţi (Joyce, 1989):

a. mononucleotidele ARN joacă mai întâi un rol esenţial de cofactori metabolici; acestea polimerizează formând mici polimeri care, eventual, devin auto-replicativi.

b. polimerizarea nucleotidelor ARN, în calitate de cofactori, este coordonată de un model de replicare prenucleic, care dirijează atât autoreplicarea cât şi „transcripţia" ARN; ARN devine autoreplicativ şi înlocuieşte modelul primitiv de replicare.

Revers-transcripţia, în care ADN este sintetizat după o matriţă ARN, este o cale prin care ADN, probabil, a apărut şi, eventual, a preluat rolul informaţional al ARN. În prezent numai virusurile-ARN utilizează ARN ca material genetic, acestea fiind considerate un fel de „fosile moleculare" din perioada ARN. ADN este mai stabil decât ARN şi acest fapt a determinat înlocuirea ARN cu ADN. Oricum, înainte ca ADN să preia rolul ARN de deţinător al informaţiei genetice, mecanismul transcripţiei acizilor nucleici într-o secvenţă proteică trebuie să fi fost apărut. După înlocuirea ARN cu ADN, rolul de bază al ARN rămâne transcripţia. ADN probabil nu a evoluat până când sistemul viu bazat pe ARN nu a fost închis într-o celulă separată de o membrană celulară, unde concentraţia apei era mai scăzută decât în mediul înconjurător.

La sfârşitul acestei evoluţii biochimice, primele organisme aveau, probabil, un *cod genetic* bazat pe ADN, care a înlocuit codul ARN. Codul genetic este în esenţă universal la organismele actuale (adică acelaşi codon de trei baze ADN codifică acelaşi aminoacid); există însă mici variaţii (la ciliate sau la ADN mitocondrial al celulelor eucariote). Există dovezi că însuşi codul genetic a evoluat, fiind supus unei selecţii care acţiona în direcţia reducerii efectelor negative cauzate de mutaţiile punctiforme sau de erorile de translaţie.

4. Apariţia primelor forme de viaţă

Se consideră că prima formă de viaţă a trebuit să fie capabilă să obţină energie pentru sintezele proprii şi să se autoreproducă pe baza unei anumite ereditări, producând copii ale propriei structuri. Realizarea acestor procese a necesitat existenţa unei structuri celulare? Există, în general, tendinţa să se

extrapoleze prezentul în trecut şi să se considere că primele forme de viaţă au fost asemenea unor celule, dar cu structură simplă şi conţinând doar câteva gene. Chiar şi asemenea structuri ar fi fost relativ complexe, probabil mult mai complexe decât primele entităţi autoreplicative. Cu ce s-ar fi asemănat aceste prime entităţi vii? Oamenii de ştiinţă consideră că macromoleculele de ARN autoreplicativ şi autocatalitic (ribozimele) ar putea fi considerate entităţi vii precelulare. Aşadar, primele forme de viaţă puteau fi reprezentate de macromolecule de ARN şi, eventual, câteva proteine. În această „viaţă ARN", ARN îndeplinea în acelaşi timp funcţia de codificare a informaţiei genetice şi de catalizator al propriei replicări.

Dacă acest lucru este justificat, atunci istoria vieţii cuprinde două mari etape: o etapă precelulară, reprezentată de „viaţa ARN", şi etapa celulară.

Viaţa ARN

Într-o lume a ARN, moleculele de ARN ar fi avut capacitatea să se autoreplice şi să codifice un număr minim de reacţii catalitice, necesare autoperpetuării. Studii asupra diferiţi ARNs catalitici (ribozime) au arătat că aceştia pot cataliza numeroase reacţii diferite, inclusiv sinteza nucleotidelor dintr-un zahar şi o baza azotată. Se poate considera că viaţa celulară a fost precedată de o eră a vieţii ARN. Entităţile vii ARN au putut evolua spre prima formă de viaţă *celulară* când ARNs autoreplicativ s-a închis într-o veziculă lipoproteică. Această structură, asemănătoare celulei, ar fi putut apărea prin agregarea spontană a moleculelor de lipide şi proteine, formându-se structuri membranare ce au închis la interior molecule de ARNs şi alţi precursori biomoleculari esenţiali. Deşi lipseşte încă ADN şi există proteine produse numai abiotic, aceste structuri veziculoase prezintă asemănări cu celulele. Cu cât aceste structuri au devenit mai larg răspândite, selecţia naturală le-a orientat spre o mai bună organizare şi funcţionare.

Proteinele prezintă o specificitate catalitică mult mai mare decât ARNs. În consecinţă, pe măsură ce primele forme de viaţă au devenit mai complexe biochimic, proteinele au devenit biocatalizatorii principali. Proteinele au apărut, probabil, treptat în celule, mai întâi în complexe cu ARN şi apoi, pe măsură ce selecţia a favorizat catalizatorii biochimici mai precişi, rolul enzimatic al ARN a fost preluat de proteine.

Viaţa celulară

O dată cu apariţia sistemului celular, ADN preia de la ARN rolul principal de deţinător al informaţiei genetice, proces ce va sta la baza apariţiei

actualului cod genetic universal (ADN → ARN → proteine). Stabilirea ADN ca genom al celulei a putut fi rezultatul selecției pentru o mai mare eficiență și fidelitate în replicarea informației genetice (ADN-polimerazele sunt mult mai exacte decât ARN-polimerazele). Stocând informația genetică într-un singur loc în celulă și procesând numai ceea ce era necesar în condiții specifice („reglarea expresiei genice"), celulele au putut economisi energie, devenind mai competitive. În evoluția organizării celulare, stabilirea sistemului de procesare a informației genetice ADN → ARN → proteine s-a dovedit a fi un succes evolutiv, după cum se poate constata la celulele actuale.

În procesul de constituire a primelor celule a trebuit mai întâi să se delimiteze un *mediu intern*, separat printr-o membrană de mediul înconjurător. Acest mediu intern a fost sediul de sinteză al substanțelor organice pe baza energiei luată din exterior (metabolismul), și sediul macromoleculelor ce codifică informația cu privire la creștere și autoreproducere – acizii nucleici; el va constitui *citoplasma* celulelor de mai târziu.

Apariția membranei celulare. O membrană separă o celulă de mediul înconjurător. Moleculele organice de bază care alcătuiesc membranele celulare puteau fi prezente în cantități apreciabile în oceanele Pământului primitiv. Numeroase membrane organice sunt alcătuite din molecule de *lipide*. O moleculă lipidică are o structură polară: prezintă un capăt care atrage apa (hidrofil) și un capăt care respinge apa (hidrofob). Acest fapt face ca moleculele de lipide să se așeze în mod natural întotdeauna cu capetele hidrofile la interior și cu cele hidrofobe la exterior, formând foițe din două straturi (Fig. 159) sau, dacă se întâmplă să se plieze mai mult, foița poate forma o membrană sferică impermeabilă în jurul unui conținut oarecare prins în interior. Asemenea pachete, numite *lipozomi*, se formează spontan în amestecuri lipidice. Ele sunt sfere simple cu o membrană externă lipidică.

Experimentele arată că formarea lipozomilor, ce aveau un conținut asemănător celui celular, nu a fost dificilă în condițiile Pământului primitiv. Prin aceste procese se puteau forma lipozomi cu conținut foarte variabil (cu aminoacizi, forme primitive de acizi nucleici etc.).

David Deamer (Zimmer, 1995) a descoperit că lipozomii se pot forma din molecule care au fost prezente pe Pământul primitiv: acizi grași, glicerol, și fosfați. Ulterior, el a găsit molecule de acizi grași în meteoriți și a obținut globule din ei uscându-i și apoi reumezindu-i. Când a adăugat ADN la soluția originală, acesta a fost uneori capturat în interiorul lipozomilor pe măsură ce aceștia se formau, uneori concentrați de 100 de ori. Jack Szostak și colab. (2001) au arătat că globulele de acid gras se formează de 100 de ori mai rapid ca de obicei dacă se adaugă argilă în amestecul inițial.

Substanțele chimice reacționează mai rapid și eficient dacă sunt concentrate. În mod natural au putut exista patru mecanisme de concentrare: evaporarea, înghețul, concentrarea în spumă, picături sau bășici, și concentrarea pe suprafața particulelor minerale.

Încă din anii 1920, A. Oparin a remarcat că picăturile formate într-un amestec de proteine și polizaharide, pe care le-a numit *coacervate*, conțin două „faze": un mediu interior cu o concentrație ridicată de proteine și polizaharide și o anumită cantitate de apă, și un mediu exterior apos, cu o concentrație scăzută de proteine și polizaharide. Cele două „faze" erau separate printr-o structură asemănătoare unei membrane celulare.

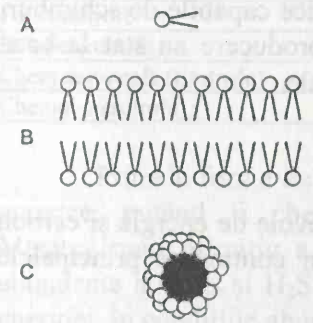


Fig. 159. A – structura polară a unei molecule de lipidă respinge apa la un capăt (O) și o atrage la celălalt. Acestă proprietate permite lipidelor să formeze foițe hidrofobe (B) sau picături hidrofobe – lipozomi (C).

Transportul activ. Membranele au permis formarea unui mediu intern stabil al celulei. O funcție membranară indispensabilă vieții celulare, dobândită în cursul evoluției sistemului celular, este *transportul activ.*

Transportul activ este procesul prin care diferite substanțe solubile (zaharuri, aminoacizi, peptide, nucleotide și ioni) sunt introduse în celulă prin membrana plasmatică pentru a se acumula, nemodificate chimic, în concentrații de sute și mii de ori mai mari decât în exterior. Deplasarea moleculelor solubile împotriva gradientului de concentrație presupune existența unor proteine specifice transportoare, energizate prin hidroliza ATP.

Transportul activ joacă un rol esențial în obținerea de nutrimente, în mediile în care aceștia se găsesc în concentrații mici, în menținerea unor concentrații interne a nutimentelor organice, a diferiților metaboliți și electroliți anorganici, relativ constante în raport cu fluctuațiile mari din mediul extern, precum și în menținerea relațiilor osmotice între celulă și mediu și, în mod indirect, a volumului celular.

În membrana celulară există structuri proteice care funcționează ca o pompă de sodiu-potasiu. Ionii de sodiu (Na^+) sunt pompați în mediul extracelular iar ionii de potasiu (K^+) sunt pompați în interiorul celulei, împotriva gradientului de concentrație al acestor ioni. Transportul activ transmembranar face posibilă *secreția* diferitelor substanțe (concentrarea acidului clorhidric în sucul gastric, trecerea unor substanțe din lichidul interstițial spre lumenul tubular al nefronului), *reabsorbția*, la nivelul nefronilor, dinspre lumenul tubular spre lichidul interstițial.

Perfecționarea mecanismelor de transport activ a permis organismelor să exploreze medii tot mai diverse, fără a fi afectată integritatea funcțională a celulelor (homeostazia mediului intern). Delimitarea complexelor macromoleculare cu o membrană asemănătoare celei de la coacervate a permis constituirea unui mediu intern în care a avut loc sinteza de proteine și, mai târziu, de acizi nucleici. Din interacțiunea acizilor nucleici cu proteinele au rezultat *complexe nucleoproteice autoreproductibile* în care acizii nucleici aveau rol de matriță datorită stabilității lor chimice mai mari. Proteinele, din cauza labilității lor chimice mai mari și a capacității lor reactive, au dobândit un *rol structural și enzimatic*, fapt care a condus la mărirea complexității moleculelor în evoluție. Aceste complexe proteice sau nucleoproteice capabile de schimburi controlate cu mediul înconjurător, creștere și autoreproducere au stat la baza apariției primelor *proto-celule* (protobionți) și apoi celule.

Metabolismul primelor forme de viață

Pentru funcționarea unui sistem celular este nevoie de energie și carbon pentru construcția materialului celular. Prezentăm în continuare principalele categorii de nutriție înregistrate la organismele actuale.

Regnurile lumii vii actuale sunt repartizate la trei domenii: Bacteria, Archaea și Eukarya. Primele două domenii aparțin procariotelor. Eucariotele cuprind regnurile Protista, Plantae, Fungi și Animalia.

Categorii de nutriție. Biologii identifică patru mari categorii de nutriție ale organismelor: fotoautotrofă, fotoheterotrofă, chemoautotrofă, și chemoheterotrofă (Tab. 2).

Fotoautotrofe sunt organismele fotosintetizante. Ele folosesc lumina ca sursă de energie și dioxidul de carbon ca sursă de carbon. Eucariotele și cyanobacteriile realizează fotosinteza cu ajutorul clorifilei *a*, ca pigement sensibil la lumină, și elimină oxigen ca produs de reacție (fotofosforilare aciclică). În schimb, alte bacterii fotosintetizante folosesc ca pigment bacterioclorofila, și nu elimină oxigen. Unele din aceste procariote fotosintetizante produc particule de sulf pur deoarece donorul de electroni pentru fotofosforilare este hidrogenul sulfurat (H_2S) și nu apa. Bacterioclorofila absoarbe lumina cu lungime de undă mai lungă decât clorofila celorlalte organisme fotosintetizante. În consecință, bacteriile ce conțin acest pigment pot crește sub straturile dense de alge deoarece lumina cu lungimea de undă pe care ele o folosesc nu este absorbită de alge.

Fotoheterotrofe sunt acele organisme care folosesc lumina ca sursă de energie dar sursa de carbon o constituie compușii organici sintetizați de alte organisme. Ele utilizează compuși precum zaharuri, acizi grași și alcooli ca „hrană" organică. Fotoheterotrofe sunt diferite procariote precum bacteriile purpurii nesulfuroase.

Chemoautotrofe sunt organismele care obțin energia vitală prin oxidarea substanțelor anorganice și folosesc o parte din această energie pentru a fixa dioxidul de carbon. Chemoautotrofele, unele Bacteria și Archaea, includ organisme azotoase, care oxidează amoniacul sau ionii nitrit pentru a forma ioni nitrat care sunt preluați de plante; altele oxidează hidrogenul gazos, hidrogenul sulfurat, sulful, și alți compuși. Oamenii de știință au descoperit în 1977, pe

fundul oceanului în apropierea insulelor Galapagos, la 2500 m adâncime, un întreg ecosistem bazat pe bacteriile chemoautotrofe, ce cuprindea comunități mari de crabi, moluște, pogonofore. Acest ecosistem nu se bazează pe energia solară, ci pe emanațiile vulcanice fierbinți din vecinătatea lor, care conțin hidrogen sulfurat și alte substanțe ce sunt oxidate de bacterii pentru obținerea de energie vitală.

Chemoheterotrofele obțin atât energia, cât și carbonul din unul sau mai mulți compuși organici. Ele includ majoritatea Bacteria, precum și Archaea, protiste, toate animalele și fungii (este dovedită și o fixare heterotrofă a CO_2 la bacterii, dar de mică importanță).

Tabelul 2. Tipuri de metabolism în funcție de sursele de energie și sursele de carbon

Categorii de nutriție	Sursa de energie	Sursa de carbon
Fotoautotrofe	Lumina	Dioxidul de carbon
Fotoheterotrofe	Lumina	Compuși organici
Chemoautotrofe (litotrofe)	Substanțe anorganice	Dioxidul de carbon
Chemoheterotrofe	Compuși organici	Compuși organici

Primele forme de viață au trebuit să obțină energie în condiții de mediu anoxice, putând fi chemoheterotrofe, litotrofe sau fotoautotrofe anoxice. Metabolismul primitiv a fost anaerob și probabil litotrof, exploatând sursele abundente de FeS și H_2S din mediul înconjurător. O cale simplă de obținere a energiei, în condițiile abundenței fierului în stare feroasă pe Pământul primitiv ar putea fi exprimată prin reacția:

$FeS + H_2S \rightarrow FeS_2 + H_2$ - reacție exergonică ce decurge cu eliberare de energie (-42kj/reacție).

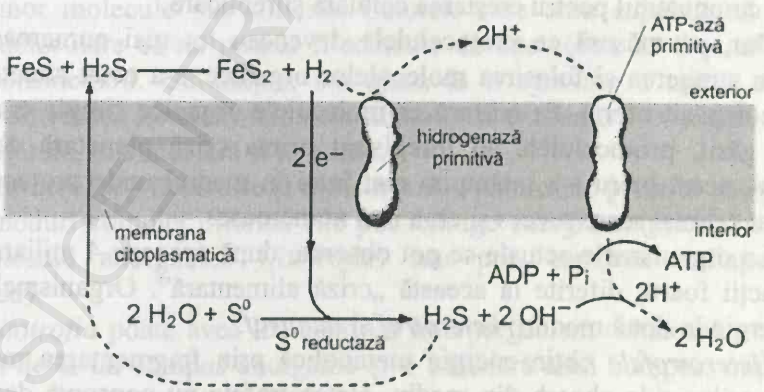


Fig. 160. Schema unei căi ipotetice de obținere a energiei în celulele primitive. Formarea piritei (FeS_2) duce la producerea de H_2 și la reducerea S^0, cu activarea unei ATP-aze primitive; H_2S îndeplinește numai rol catalitic; substraturile sunt FeS și S^0.

Hidrogenul rezultat din această reacție putea fi utilizat de celulele primitive pentru acumularea de energie sub formă de ATP. Astfel, o hidrogenază membranară ar fi scindat hidrogenul, rezultând doi electroni și doi protoni. Protonii ar fi activat o ATP-ază membranară, care a înlesnit reacția ADP celular cu un ion fosfat (Pi), stocând energie într-o moleculă de ATP; această reacție a fost cuplată cu reducerea unui substrat, sulful elementar, de către cei doi electroni rezultați anterior (Fig. 160). După cum se poate observa, această reacție cuplată necesită puține enzime și oferă o anumită cantitate de energie, în funcție de cantitatea de FeS disponibilă. Procariotele actuale Archaea pot realiza această reacție.

Pe Pământul primitiv au putut funcționa și alte numeroase forme de metabolism anoxic, ce includ fermentația și diferite forme de respirație anaerobă, dar acestea au necesitat, probabil, mai mulți catalizatori. Primele organisme puteau folosi mai multe surse de carbon și anume carbonul din sintezele abiotice sau chiar cel din CO_2, un gaz abundent pe Pământul primitiv. Utilizarea dioxidului de carbon ar fi fost urmată de evoluția autotrofiei, proces în care CO_2 este convertit în toți compușii organici care alcătuiesc o celulă.

Primele celule au evoluat, probabil, într-un mediu apos care conținea cantități mari de molecule organice formate pe cale naturală. Primele protocelule aveau energia disponibilă sub forma ATP, aminoacizi și alți compuși pe care îi puteau absorbi din apă. Acești compuși s-au acumulat timp îndelungat în mediul înconjurător și aveau energie chimică înmagazinată în ei, mai ales în legăturile dintre atomii de carbon și hidrogen. Dacă primele protocelule au conținut enzime care să scindeze aceste legături, moleculele absorbite puteau oferi suficient combustibil pentru creșterea celulară și replicare.

Dar, pe măsură ce protocelulele deveneau tot mai numeroase și mai eficace în atragerea și folosirea moleculelor organice, s-a creat situația în care cererea a depășit oferta. Pe măsură ce moleculele organice simple erau tot mai greu de găsit, protocelulele au înregistrat prima criză planetară de energie. Paradoxal, acest lucru s-a întâmplat mai întâi în mediul unde protocelulele au înregistrat cel mai mare succes și erau mai numeroase.

La organismele actuale se pot observa, după aproape 4 miliarde de ani, două reacții foarte diferite la această „criză alimentară". Organismele actuale obțin energie în două moduri: *heterotrof* și *autotrof*.

Heterotrofele obțin energia metabolică prin fragmentarea moleculelor organice pe care le absorb din mediu. Heterotrofele nu consumă deci energie pentru formarea moleculelor organice din care obțin carbonul necesar biosintezei și trăiesc într-un mediu în care se găsesc asemenea molecule organice.

Autotrofele nu au nevoie de surse organice din mediul extern pentru realizarea propriilor biosinteze; ele produc aceste substanțe organice în interiorul

celulei lor, consumând *energie* pe care o captează din exterior (fototrof sau litotrof). Autotrofele scindează apoi aceste substanțe organice pentru creștere și replicare și de aceea ele trebuie să acționeze într-un mediu care le oferă energie din exterior.

Heterotrofie și fermentație. Primele celule heterotrofe (chemoheterotrofe) au folosit cele mai simple reacții posibile pentru a scinda moleculele organice. Acestea sunt reacțiile glicolizei și *fermentației*, în care celulele desfac molecule de zaharuri precum *glucoza*, cu ajutorul unor fermenți:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ C_3H_4O_3 + 4\ H + \text{energie}$$

Acidul piruvic rezultat în glicoliză poate fi redus, în absența oxigenului, cu formarea acidului lactic ($C_3H_6O_3$) și eliberarea de energie (48 kcal/mol), sau, în cazul fermentației alcoolice, ecuația generală a fermentației alcoolice devine:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ C_2H_6O + 2\ CO_2 + 57\ \text{kcal/mol}$$

Fermentația nu constituie o sursă de energie foarte eficientă (comparativ cu respirația aerobă), deoarece nu rezultă produși finali precum apa și dioxidul de carbon, ci substanțe organice ce conțin încă o cantitate importantă de energie în legăturile lor chimice. Glucoza, numită adeseori combustibilul celular universal la organismele actuale, a fost probabil cel mai abundent zahar disponibil pe Pământul primitiv. Pe măsură ce heterotrofele au putut desface tot mai ușor moleculele organice, a apărut o competiție intensă între ele pentru ruperea unor molecule mai dificile. Celulele care erau capabile să scindeze legături moleculare ce nu puteau fi scindate de alte celule ar fi putut avea un avantaj considerabil. Cu timpul, s-a ajuns la o agravare a crizei energetice deoarece activitatea heterotrofelor era limitată de existența moleculelor formate pe cale naturală, în atmosferă și în ocean.

Autotrofia – litotrofie și fotosinteză. Autotrofele procură energia vitală în două moduri complet diferite. Ele pot extrage energia chimică din oxidarea unor molecule anorganice (*litotrofie*) sau prin captarea radiației solare (*fotosinteză*).

Litotrofia poate avea loc când un microorganism scindează o moleculă de oxigen de la un compus anorganic și o transferă altui compus, obținând un profit energetic din acest proces. Această energie este apoi utilizată pentru construcția de molecule cu rol de hrană. De exemplu, microorganismele *metanogene* (Archaea), unele dintre cele mai primitive organisme actuale, câștigă energie din litotrofie prin scindarea unei molecule de dioxid de carbon și

transferarea oxigenului spre hidrogen, formând apă şi metan ca produşi de reacţie:

$$4\ H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\ H_2O + \text{energie}$$

Dacă această capacitate a evoluat foarte devreme, a avut loc prima modificare (dar nu ultima) a chimismului Pământului şi a climatului de către fiinţele vii. Înlocuind gazul de seră CO_2 printr-un gaz cu efect de seră mai puternic, metanul (CH_4), activitatea microorganismelor metanogene a putut duce la încălzirea climei Pământului.

Fotosinteza este simplă în concept, dar mult mai complexă biochimic decât litotrofia. Anumite molecule pot absorbi lumina şi o stoca sub formă de energie în structura lor. Un organism primitiv, care s-a întâmplat să aibă asemenea molecule, putea capta energia luminoasă şi o putea folosi pentru construirea moleculelor hrană precum glucoza.

Organismele vii actuale folosesc *porfirinele* ca moleculele cele mai importante în captarea energiei luminoase, iar acestea s-au putut forma din cele mai simple substanţe de pe Pământ. Porfirinele cel mai larg folosite de organismele actuale pentru captarea luminii sunt clorofilele de diferite feluri. Pentru captarea şi folosirea energiei au evoluat reacţii biochimice complexe.

Cu ajutorul energiei luminoase şi în prezenţa unui donor de hidrogen (H_2A), organismele fotosintetizante convertesc dioxidul de carbon în molecule organice, conform cu reacţia:

$$n\ CO_2 + 2n\ H_2A + \text{lumină} \rightarrow (CH_2O)n + n\ H_2O + 2n\ A$$

Primele celule fotosintetizante au folosit probabil hidrogenul din H_2 sau H_2S (fotosinteză anoxigenică):

$$CO_2 + 2\ H_2S + \text{lumină} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$$

În această reacţie se eliberează în mediu sulf ca produs al fotosintezei. Ulterior, anumite bacterii au început să scindeze legăturile puternice de hidrogen ale moleculelor de apă, cu formarea unei molecule de O_2 (fotosinteză oxigenică). Acest pas s-a făcut în situaţiile limită în care sulful era sărac în mediu, celulele găsind acces la o resursă mult mai bogată, apa:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{lumină} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$$

În această reacţie globală a fotosintezei apa apare atât ca reactant, cât şi ca produs de reacţie. Fotosinteza cuprinde două faze. În prima fază, de lumină, are loc o descompunere a apei (fotoliza apei): $2\ H_2O \rightarrow 2\ H_2 + O_2$.

În faza a doua, de întuneric, hidrogenul se unește cu dioxidul de carbon și formează aldehida formică: $CO_2 + 2\ H_2 \rightarrow CH_2O + H_2O$. Aldehida formică este polimerizată și formează o moleculă de glucoză: $6\ CH_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6$. Ulterior, glucoza se polimerizează, dând dizaharide și polizaharide (amidon, celuloză, glicogen). Aceste zaharuri formate înmagazinează o cantitate importantă de energie.

Apariția fotosintezei oxigenice a avut efecte majore asupra celulelor. Dacă în cazul fotosintezei H_2S produsul rezidual este sulful (S), de care organismele pot scăpa ușor, produsul rezidual al fotosintezei apei este oxigenul – care era un gaz otrăvitor pentru organismele primitive. În reacțiile biologice de reducere a O_2 apare, în mod constant, ionul superoxid $O_2^{\cdot -}$, care are o mare reactivitate, acționând fie ca reducător, fie ca oxidant. Înainte de a realiza mai intens fotosinteza, celulele au avut nevoie de un antidot natural împotriva acestui oxigen otrăvitor.

Ionul superoxid ($O_2^{\cdot -}$) provine din oxigenul molecular prin adiția unui electron. Acțiunea toxică a ionului superoxid este blocată de o serie de enzime care îl reduc la compuși inofensivi (superoxid dismutaze, catalaze, peroxidaze). Superoxid dismutazele reduc ionul $O_2^{\cdot -}$ la peroxid de hidrogen (H_2O_2 – apă oxigenată), mai puțin toxic, iar acesta este redus de catalaze și peroxidaze la apă și alt produs de reacție inofensiv.

Cyanobacteria au fost primele organisme care au realizat fotosinteza oxigenică, scindând molecula de apă. De atunci s-au putut constitui primele comunități de bacterii autotrofe și heterotrofe care au evoluat împreună.

Apariția *fotosintezei oxigenice* la cyanobacterii, acum mai bine de 3 miliarde de ani, a constituit un eveniment metabolic important. Oxigenul nu s-a acumulat rapid în atmosferă deoarece toate substanțele reducătoare, omniprezente, au reacționat spontan cu O_2, producând H_2O. Este posibil ca cyanobacteriile să fi evoluat din fototrofe anoxigenice până când au dezvoltat un fotosistem care putea folosi H_2O ca donor de electroni pentru reducerea fotosintetică a CO_2, cu eliberare de O_2 ca produs de reacție.

Evoluția fotosintezei oxigenice a avut consecințe capitale asupra mediului înconjurător pentru că, pe măsură ce O_2 s-a acumulat în mediul înconjurător, atmosfera s-a schimbat, treptat, dintr-una anoxigenică în una oxigenică.

Organismele aerobe au putut evolua, folosind oxigenul în respirație, O_2 disponibil funcționând ca acceptor de electroni. Aceste organisme au fost capabile să obțină mai multă energie din oxidarea compușilor organici decât cele anaerobe, fapt ce a dus la densități populaționale mai mari, scheme metabolice noi și la creșterea șanselor de evoluție a noilor tipuri de organisme. Documentele fosile confirmă faptul că, atunci când atmosfera a devenit oxigenică, a avut loc o

explozie a ratei evoluției ce a condus la apariția microorganismelor eucariote, cu organite celulare, din care au evoluat rapid organismele pluricelulare.

O altă consecință majoră a acumulării O_2 în atmosferă a fost apariția stratului de ozon (O_3) cu rol de barieră în calea radiațiilor ultraviolete, nocive organismelor. Fotosintetizantele au nevoie de nutrimente precum fosforul și azotul pentru a construi celulele lor, ca și de lumină și CO_2. În majoritatea habitatelor, stocul de nutrimente variază în funcție de sezon. Lumina, de asemenea, variază sezonal, mai ales la latitudinile înalte. A apărut astfel o lume cu un cerințe energetice considerabile și populații mari de organisme: Archaea, bacterii fotosintetizante și bacterii heterotrofe.

Ipoteza autotrofiei ca mod de nutriție primar. Modelul argilelor replicative se potrivește destul de bine cu o altă idee, care a câștigat importanță în anii 1980, și anume aceea că primul tip de metabolism apărut a fost cel *autotrof*. În metabolismul autotrof, energia și materia organică pentru sinteză nu se obțin din alte molecule organice; energia poate fi obținută de la lumină (*foto-autotrofie*) sau din molecule simple, ușor de oxidat (*chemo-autotrofie*), iar materialul organic este sintetizat din molecule precum dioxidul de carbon, azot gazos sau nitrați.

O posibilitate care susține autotrofia primară a celulelor este aceea că energia era obținută prin oxidarea fierului aflat în stare feroasă, din argilele bogate în fier. O altă sugestie a fost aceea că un tip primitiv de fotosinteză a apărut atunci când argilele bogate în fier au fost expuse radiației cu ultraviolete, cu convertirea CO_2 în acid oxalic și acid formic și, ulterior, azotul gazos a fost redus la amoniac (NH_3) și, de aici, la o serie de compuși organici.

Woese și Wächterhäuser (1990) au elaborat un model care nu pleacă de la presupunerile teoriei Oparin–Haldane. Ei au respins în totalitate ideea unei „supe" oceanice de reactanți, argumentând că oceanul a fost întotdeauna prea diluat. De asemenea, ei sugerează nu numai că viața a avut de la început o nutriție *autotrofă*, ci și faptul că evoluția chimică a continuat un timp considerabil în *atmosferă*.

Scenariul presupune că într-un stadiu timpuriu al istoriei Pământului, înainte ca suprafața să se răcească și oceanele să se formeze, particule de praf au fost antrenate în atmosferă iar vaporii de apă au condensat în jurul lor. Primele reacții s-au produs pe aceste particule hidratate, cele mai importante reacții având loc pe suprafața unor minerale ca pirita, care conține disulfură de fier (FeS_2). Aici a evoluat un sistem autotrof, în care CO_2 a fost fixat în molecule organice simple, cu energie rezultată din oxidarea hidrogenului sulfurat de către fierul feros:

$$Fe^{2+} + H_2S \rightarrow Fe^{3+} + S + 2\,H^+$$

Fierul feric și sulful reacționează în continuare, formând FeS_2 care se depune pe suprafața piritei. Pe această suprafață se delimitează un monostrat organic încărcat negativ care se dezvoltă autocatalitic, crescând și extinzându-se pe suprafețele libere. Autorii consideră că, întrucât acest sistem se bazează pe procese chimice de suprafață, a fost favorizată evoluția ulterioară spre o complexitate mai mare, pe când în soluție echilibrul reacțiilor tinde să favorizeze degradarea sistemului. Mai departe, autorii sugerează că stadiul monostratului organic a fost urmat de un sistem semicelular, în care suprafața piritei a fost înconjurată de un strat lipidic. În interiorul acestui „citosol" produși rezultați din reacțiile de suprafață puteau fi reținuți; dacă temperatura era mare, aminoacizi puteau fi legați în proteine. În acest stadiu, suportul de pirită a fost abandonat, rezultând un adevărat organism celular. Această ipoteză va trebui testată, în continuare, experimental.

Primele celule au fost heterotrofe sau autotrofe? Fiecare caz poate fi argumentat. Oricare este adevărul, autotrofia şi heterotrofia trebuie să se fi dezvoltat încă de timpuriu. După unii autori, este mai logic de considerat că heterotrofia a apărut prima. Celulele autotrofe trebuie să fie capabile de scindarea moleculelor pe care le construiesc şi folosesc aceleaşi reacţii universale pe care le folosesc celulele heterotrofe. Este deci mai uşor de argumentat că heterotrofele existente au dobândit la un moment dat fotosinteza, decât a considera că fotosinteza *şi* reacţiile microorganismelor heterotrofe de scindare a legăturilor moleculare au fost dobândite de primele celule în acelaşi timp.

Pe de altă parte, autotrofia primară se poate argumenta prin posibilitatea de a obţine uşor energie prin litotrofie, din substanţele anorganice larg răspândite pe Pământul primitiv şi prin modelul argilelor replicative care ar fi putut constitui un suport pentru fixarea CO_2 în molecule organice simple, cu energie obţinută din oxidarea unor substanţe anorganice de pe suprafaţa lor.

Materia vie nou sintetizată în procesele de asimilaţie a putut fi scindată pentru obţinerea de energie utilă în noi sinteze şi diferite activităţi (procese de dezasimilaţie), prin fermentaţie (acceptori finali de electroni – compuşi organici), respiraţie anaerobă (acceptori finali de electroni, alţi compuşi: NO_3^-, SO_4^{2-}, CO_3^{2-} etc.) şi respiraţie aerobă (acceptor final de electroni – O_2).

Mediul de apariţie a vieţii

Toate ipotezele descrise până acum pentru evoluţia chimică prezintă o serie de elemente comune şi anume:

1. Primele reacţii chimice prebiotice au avut loc în atmosferă sau la suprafaţa apei iar produşii s-au acumulat în ocean;

2. Reacţiile ulterioare s-au desfăşurat în anumite micro-medii (de exemplu adsorbite la suprafaţa particulelor de argilă replicative sau în interiorul microsferelor de proteinoizi); o variantă consideră că toate aceste procese au avut loc în mediul submarin fierbinte (emanaţiile hidrotermale).

Cu privire la mediul în care au apărut primele forme de viaţă au fost sugerate mai multe habitate. Suprafaţa solului nu ar fi atras cantitatea de material organic care era disponibil în apă. Spaţiul interstelar şi atmosfera sunt medii prea uscate.

Majoritatea teoriilor despre originea vieţii sugerează suprafaţa sau linia de ţărm a lacurilor, lagunelor sau oceanelor („scenariul originii vieţii în bazine calde, puţin adânci" al lui J. D. Bernal). Este improbabil ca viaţa să fi apărut în largul mării. Complexele organice moleculare sunt vulnerabile la deteriorare din cauza sodiului şi clorului din apa de mare. Mult mai probabil este că viaţa a

evoluat în *lacuri* sau pe *țărmul lagunelor* care erau aprovizionate cu apă curgătoare.

Bazele ARN sunt tot mai instabile la temperaturi ce cresc peste 0°C. Aşadar, probabil insulele vulcanice reci au fost cel mai bun mediu ce a favorizat reacțiile organice pe Pământul tânăr. În laborator, reacțiile acidului cianhidric şi formaldehidei au loc rapid în amestecuri semi-înghețate. Erupțiile vulcanice generează adesea furtuni cu fulgere; deci, condițiile favorizante organizării vieții (erupții, fulgere, argile proaspete şi temperaturi apropiate de îngheț) puteau fi toate prezente pe țărmul insulelor vulcanice. Dacă acest mediu este unul corect presupus, atunci viața a apărut într-un spațiu puțin salin, ce a cuprins atât uscatul cât şi marea; apa dulce poate apărea numai dacă este separată fizic de ocean. Radiația solară sau fenomenele atmosferice au fost, probabil, sursele de energie pentru reacțiile ce au condus spre viață.

În adâncul oceanelor se întind crestele medio-oceanice, unde se formează scoarță oceanică nouă prin ridicarea magmelor din manta şi se eliberează cantități enorme de căldură. În apa fierbinte din preajma acestor emanații termice se dezvoltă nenumărate bacterii. Acest fapt a sugerat ipoteza apariției vieții în adâncimea oceanului, în jurul vulcanilor subacvatici („scenariul originii vieții în medii fierbinți" al lui S. W. Fox). Experimentele de laborator au sugerat că aminoacizii şi alte molecule importante se pot forma în asemenea condiții, chiar legându-se în scurte molecule proteice, şi curent, ipoteza adâncului marin a devenit populară.

Totuşi, dacă viața a evoluat pe calea genelor nude, atunci acest fapt nu s-a putut produce în ape fierbinți. ARN şi ADN sunt instabili la asemenea temperaturi înalte. În plus, ipoteza adâncului marin este puțin probabilă deoarece, aici, apa este prea sărată.

Concluzii generale cu privire la apariția vieții pe Pământ

Moleculele organice sunt larg răspândite în spațiul interstelar, în sistemul solar şi în meteoriți. Pământul a avut la începutul existenței sale condiții favorabile pentru inițierea unei evoluții chimice prebiotice, dar nu este exclus ca anumite particule încărcate cu substanțe organice să fi provenit direct din spațiul extraterestru.

Sursele inițiale de energie pentru inițierea evoluției chimice prebiotice au fost, în special, radiațiile ultraviolete cu lungime de undă scurtă şi descărcările electrice. Experimentele cu descărcări electrice într-o atmosferă uşor reducătoare (CO_2 şi N_2) demonstrează că cele mai probabile substraturi pentru o evoluție chimică prebiotică sunt acidul cianhidric (HCN) şi formaldehida (CH_2O). Aceste substanțe ar fi putut apărea în cantitate mai mare

dacă în atmosferă erau prezente urme de gaze reducătoare, iar soluțiile de fier în stare feroasă puteau de asemenea servi ca agent reducător.

Dacă HCN și CH_2O au fost depozitate în oceane, acestea trebuiau concentrate pentru a se putea realiza reacții chimice cu producerea de substanțe mai complexe (zaharuri). Concentrarea acestor substanțe s-ar fi putut realiza prin adsorbție pe suprafața particulelor de argilă depozitate în bazinele închise, mai protejate – „scenariul originii vieții în bazine calde, puțin adânci".

Pentru formarea de macromolecule, Fox a oferit un model pentru proteine. Prin încălzirea unui amestec de aminoacizi se pot obține *proteinoizi* asemănători peptidelor; dacă încălzirea este urmată imediat de răcire, proteinoizii formează microsfere. Aceste reacții ar fi putut avea loc în apropierea emanațiilor fierbinți submarine – „scenariul originii vieții în medii fierbinți".

O cale de apariție a acizilor nucleici ar fi aceea că ei s-au format *după* instalarea unui sistem simplu de replicare la nivel precelular. Sunt propuse două modele pentru asemenea sisteme de replicare prenucleice: 1. pe suprafața particulelor de argilă (Cairns-Smith) și 2. pe suprafața particulelor de pirită din atmosferă (Woese-Wächterhäuser). Ambele modele implică un metabolism primar autotrof.

Cu privire la caracterul heterotrof sau autotrof al primelor forme de viață, părerile sunt împărțite. Ambele modele pot fi argumentate. Este posibil ca primele organisme să fi avut, în același timp, capacități de nutriție heterotrofă și autotrofă. Primele entități vii ar putea fi considerate moleculele de ARN autoreproductiv și autocatalitic (ribozime). ADN a apărut mai târziu, într-un stadiu protocelular de evoluție a vieții, când o membrană putea asigura stabilitatea mediului intern. ADN, mai stabil, a înlocuit ulterior ARN, care a rămas molecula ce asigură transcripția și translația informației într-o secvență proteică (ADN → ARN → proteine). Codul genetic a apărut treptat, printr-o selecție ce a eliminat greșelile de translație.

Apariția materiei vii din materia anorganică rămâne un fenomen unic, irepetabil în istoria Pământului; aceasta din simplul motiv că orice molecule organice apărute pe cale abiotică sunt rapid consumate de organismele existente. Viața, odată apărută, împiedică apariția altor forme de viață din materia nevie.

În procesul de apariție a vieții nu trebuie neglijat rolul *întâmplării* în inițierea anumitor scheme structurale și funcționale, care s-au perpetuat apoi întotdeauna. De exemplu, o problemă nerezolvată încă se referă la preferința spontană a materiei vii pentru anumiți izomeri optici. Astfel, în proteine se găsesc întodeauna aminoacizi L (levogiri) și nu D (dextrogiri), iar în acizii nucleici se găsesc întotdeauna zaharuri D (dextrogire) și nu L (levogire). Chiar dacă organismul asimilează aminoacizi dextrogiri, aceștia sunt convertiți, în procesele anabolice, în forma lor levogiră.

B.C.U. "M. EMINESCU" IAȘI

Efectele ireversibile ale vieții asupra condițiilor planetare

Apariția și dezvoltarea vieții au avut un efect ireversibil asupra condițiilor de pe Pământ. Procesele biologice afectează substanțial starea fizică a Pământului. De exemplu, faptul că atmosfera conține astăzi 21% oxigen reflectă procesul continuu de producere a oxigenului de către fotosintetizatorii de pe uscat și de la suprafața apei. În lipsa vieții, oxigenul nu poate fi prezent mai mult decât câteva părți per milion. Oxigenul a avut un rol deosebit în modelarea mediului ambiant terestru. În primul rând, oxigenul a oxidat componentele gazoase ale atmosferei, amoniacul fiind redus la azot, care rămâne în continuare principalul component gazos al atmosferei ($4NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2N_2 + 6H_2O$).

Din punct de vedere chimic, o concentrație de 21% oxigen în atmosferă asigură suficient oxigen pentru formarea stratului de ozon (O_3) în atmosfera înaltă, protejând suprafața Pământului de radiația ultravioletă (cu lungime de undă de până la 300 nm), cu acțiune distructivă asupra ADN.

Din punct de vedere fizic, concentrația de 21% oxigen afectează chimismul apei de mare (de exemplu fierul nu se poate dizolva în ea) și afectează reacțiile prin care rocile se sfărâmă la suprafață și se depun în sedimente. Oxigenul a fost luat din CO_2, reducând concentrația gazului de seră în atmosferă și ocean și răcind climatul.

Bacteriile metanogene (Archaea) convertesc CO_2 în metan (CH_4), care este un gaz de seră mult mai eficient decât CO_2 în reținerea radiației solare. Deci, în timpurile când bacteriile metanogene reprezentau principalele autotrofe la scară globală, producția lor de metan a putut duce la încălzirea climatului.

Urmărind istoria vieții se va constata că schimbările biologice majore duc la schimbări majore de mediu, care la rândul lor duc la apariția altor evenimente biologice viitoare, și așa mai departe. În revers, schimbările fizice majore duc la schimbări biologice și așa mai departe. Este o interacțiune dinamică importantă. Viața are un efect atât de important asupra unei planete, încât cercetătorii caută prezența vieții pe planetele din afara Sistemului Solar, încercând să găsească semnătura ei chimică pe acele planete. Aceeași strategie se poate folosi în încercarea de a stabili când a apărut viața pe Pământ și sub ce formă s-a prezentat ea.

Cele mai vechi roci de pe Pământ

Roci mai vechi de 3,5 miliarde ani sunt foarte rare. Cele mai vechi minerale de pe Pământ sunt unele cristale de zircon, de peste 4 miliarde de ani, dar ele au fost erodate din rocile lor de origine și depozitate ca fragmente în roci

mai tinere. Aceste granule conţin dovada că existau petice de scoarţă continentală înainte de 4 miliarde de ani.

Acest lucru este important deoarece scoarţa continentală, dominată de granit, are un chimism foarte diferit de cel al scoarţei oceanice, incluzând minerale importante care eliberează fosforul şi potasiul pe măsură ce sunt erodate sub acţiunea agenţilor externi. Fosforul, în special, este indispensabil pentru viaţă.

Cele mai vechi roci de pe Pământ se găsesc în vestul Groenlandei şi au fost datate prin mai multe metode la aproape 3,85 miliarde de ani vechime. În aceeaşi regiune există roci sedimentare puţin mai tinere – seria de Isua, veche de 3,7-3,8 miliarde ani. Rocile de la Isua au fost în mod repetat cutate, faliate, şi reîncălzite, dar ele încă ne furnizează anumite informaţii despre condiţiile de pe Pământul tânăr, când s-au format. Ele s-au depus în apă puţin adâncă, de-a lungul unui ţărm vulcanic, deoarece cuprind pietre rotunjite de plajă şi urme ale contactului cu lava. Temperaturile din acele timpuri puteau fi ridicate, dar nu în mod deosebit. Cu alte cuvinte, acum 3,7-3,8 miliarde ani, condiţiile pe Pământ erau ospitaliere pentru viaţă.

Rocile de la Isua conţin carbon. Au fost măsurate fracţionări izotopice de –22 per mil. la –50 per mil., valori ce indică existenţa vieţii, fotosintetizatoare sau metanogenică. După alte opinii, raporturile izotopilor carbonului pot fi explicate prin procese anorganice, fără implicarea vieţii, problema fiind încă în dezbatere.

Cele mai vechi urme de viaţă de pe Pământ

Cele mai vechi urme de viaţă aparţin unor stromatolite, depozite calcaroase produse de algele albastre, vechi de 3,5 miliarde de ani, din nord-vestul Australiei (seria Warrawoona). Fosile vechi de 3,4 miliarde ani provin din mai multe situri: stromatolite din formaţiunea Fig Tree (şisturi cărbunoase), Africa de Sud; microstrucuri cu pereţi organici, posibil procariote, în formaţiunile din Swaziland, Africa de Sud; stromatolite în şisturile dolomitice din Pilbara Block, Australia de Vest.

Fosile chimice. Fosilele chimice (sau fosile moleculare) sunt compuşi chimici găsiţi în roci şi suspectaţi de a fi proveni din corpul unor organisme vii. Există două moduri în care compuşii găsiţi în roci pot fi asociaţi cu organismele vii:

1. Compuşii pot fi produşi de degradare ai unor substanţe chimice care au făcut parte din structura organismelor vii sau care au rezultat în cadrul proceselor metabolice ale organismelor respective. De exemplu, alcanii izoprenoizi (cum sunt pristanul şi fitanul) se presupune că au rezultat prin

degradarea clorofilei. Izoprenoizii sunt găsiți în rocile vechi și ar putea avea origine biologică. Multe alte substanțe chimice asociate cu organismele vii, cum sunt porfirinele și steranii, pot fi găsite, de asemenea, în roci foarte vechi.

2. În cursul proceselor lor metabolice, organismele folosesc în mod preferențial carbonul 12 față de carbonul 13. În consecință, substanțele chimice cu un raport mare de carbon 12 față de carbon 13 pot indica prezența unor procese caracteristice organismelor vii.

Dovezi izotopice ale primelor procese biologice. Majoritatea elementelor chimice au doi sau mai mulți izotopi – atomi care prezintă același chimism, dar au mase diferite. Majoritatea atomilor de carbon cântăresc 12 unități atomice de masă (6 protoni și 6 neutroni). Unii atomi de carbon au însă un neutron suplimentar, astfel încât ei cântăresc 13 unități și sunt numiți carbon-13 sau ^{13}C.

Masa suplimentară nu afectează proprietățile chimice, dar are alte efecte. Carbonul mai greu se mișcă ceva mai încet decât cel mai ușor. În molecula de CO_2 de exemplu, moleculele cu ^{13}C se mișcă puțin mai greu decât moleculele cu ^{12}C. Fotosintetizanții, din aer sau din apă, iau CO_2 și îl scindează, folosind carbonul ca material de construcție în propriile lor țesuturi. Prin fotosinteză, în țesuturi ajunge mai ușor ^{12}C, astfel că raportul între ^{13}C și ^{12}C din țesuturi diferă de raportul acestor izotopi din CO_2 aflat în mediul înconjurător; acest raport înclină spre izotopul de carbon mai ușor. Diferența este numită *fracționare izotopică* și poate fi măsurată cu un spectrometru de masă. Fracționarea izotopică este exprimată de obicei în părți la mie (prescurtat mil., din lat. *mille* – o mie). Carbonul fotosintetic la suprafața oceanului are o fracționare izotopică (sau $\delta\ ^{13}C$) de aproape –20 per mil., semnul negativ însemnând că este conținut mai mult carbon ușor.

De notat că aceasta nu are nimic de-a face cu datarea radiocarbonului, care se ocupă cu izotopul de carbon radioactiv ^{14}C. Izotopii folosiți în metoda descrisă aici sunt neradioactivi sau *izotopi stabili.*

Organisme diferite, ce realizează diferite reacții, pot cauza o fracționare izotopică diferită. Astfel, bacteriile metanogene, care scindează CO_2 și produc metan, realizează o fracționare izotopică, $\delta\ ^{13}C$, de aproape –60, cu alte cuvinte metanul metanogenic se caracterizează prin conținutul în carbon ușor.

De aici rezultă că activitatea fotosintetică pe Pământ, uscat sau mare, tinde să concentreze carbon ușor în țesuturile vii. În cazul în care carbonul ușor este apoi îngropat după moarte, producția fotosintetică poate lăsa în urmă o „semnătură" a carbonului ușor în fosile și în sedimente. Izotopii carbonului pot fi deci folosiți ca o măsură indirectă cu privire la ecosistemele din trecut. Brusc apar schimbări în privința izotopilor carbonului din cadrul rocilor, iar aceste

„anomalii izotopice" pot reflecta schimbări dramatice, posibil chiar catastrofice, ale vechilor ecosisteme.

Izotopii azotului sunt folosiți în evaluarea dietelor vechi. Dacă un organism heterotrof se hrănește cu un țesut al altei ființe, acesta va fi digerat, absorbit și probabil depus ca azot în componentele organice din dinți și oase. În timpul digestiei, izotopii azotului, ^{15}N și ^{14}N, sunt fracționați la aproape +3 per mil. Dacă acest heterotrof este mâncat de un altul, $\delta\ ^{15}N$ crește cu încă +3 per mil.

Semnăturile izotopilor azotului diferă între ecosistemele terestre și cele oceanice. Se pot afla date despre parcursul vieții unor animale utilizând izotopii azotului: de exemplu, o specie de pește din Cretacic prezintă o variație anuală a izotopilor azotului depus în oasele auditive. Această variație a fost interpretată prin faptul că peștele trăia ca un somon, alternativ în ocean și ape curgătoare o dată cu schimbarea de sezon. Dieta neanderthalienilor și a altor oameni fosili a fost evaluată în același mod, pe baza semnăturii izotopice din dentiție: omul de Neanderthal se pare că mânca multă carne.

Întregul domeniu al geologiei izotopilor stabili a prosperat. Izotopii oxigenului pot oferi informații despre climatele vechi; izotopii sulfului aduc dovezi despre activitatea bacteriilor sulfuroase care aproape niciodată nu se păstrează în stare celulară; sunt perfecționate noi căi de a interpreta mediile din trecut și paleobiologia lor.

Etapele principale ale evoluției vieții

După organizarea de bază a organismelor se deosebesc două etape principale de evoluție a acestora: 1. evoluția la nivel celular și 2. evoluția la nivel pluricelular. La acestea s-ar putea adăuga o etapă precelulară a vieții, discutată anterior – viața ARN.

Evoluția la nivel celular

Prima celulă vie a fost reprezentată de acel complex macromolecular individualizat în mediul extern capabil de *metabolism* – caracteristica principală a vieții și a nivelului individual de organizare a materiei vii. Sunt încă discuții privind modul inițial de nutriție a primelor forme celulare. Teoria clasică presupune că primele organizări celulare au fost heterotrofe, dar este posibilă și o autotrofie timpurie. În condițiile sărăcirii substanțelor nutritive din jur, au apărut, prin selecție, celule capabile să producă substanțe nutritive din materialul disponibil, CO_2 și H_2O în prezența luminii (ca sursă de energie alături de

căldură), adică a apărut *procesul de fotosinteză* – cel mai important proces al biosferei.

Evoluția fotosintezei a produs schimbări ecologice majore pe Pământ. Energia captată de clorofilă a fost utilizată pentru producerea de mai multă *biomasă*. Celulele fotosintetizante au avut acum un depozit de energie, care putea fi folosit la nevoie, cu rol de tampon împotriva perioadelor cu aport de hrană redus. Aceste organisme nu au intrat în competiție directă cu heterotrofele. În numeroase habitate, lumina solară era mai bogată și reprezenta o sursă de energie mai importantă decât materia organică, ce trebuie căutată și capturată. Apoi, pe măsură ce fotosintetizantele mureau și conținutul celulelor lor era eliberat în mediu, ele au oferit o nouă sursă de nutriție pentru heterotrofe.

Fotosinteza a crescut dramatic fluxul de energie în sistemele biologice de pe Pământ și, pentru prima oară, o cantitate considerabilă de energie a fost transferată de la un organism la altul în primul adevărat *ecosistem* al Pământului.

Organismele unicelulare îndeplinesc toate funcțiile fundamentale ale unui individ biologic: de relație, nutriție, și de reproducere.

Celula-individ a evoluat în două direcții principale: 1. perfecționarea organizării celulare și 2. apariția și dezvoltarea pluricelularității.

Perfecționarea organizării celulare. Celula-individ evoluează de la nivelul *procariot*, cu substanța nucleară situată difuz în masa citoplasmei, nivel reprezentat astăzi de Bacteria și Archaea, la nivelul *eucariot*, cu un *nucleu* distinct morfologic, delimitat de o membrană nucleară, și cu *organite* celulare (Protista, Plantae, Fungi, Animalia) (Fig. 161).

Celula procariotă. Primele forme de viață care au reprezentanți actuali au fost celulele *procariote*; acestea erau, probabil, apărute acum aproape 4000 m.a. Pentru următoarele 2000 m.a. (mai mult de 40% din întreaga istorie a Pâmântului), procariotele au fost singurele forme de viață.

Organite ale celulei eucariote, precum mitocondria și cloroplastul, se consideră astăzi că au fost la origine procariote libere.

Procariotele aparțin la două domenii: Archaea (=Archaebacteria) (metanobacterii, sulfobacterii și halobacterii) și Bacteria (=Eubacteria) (alte bacterii și algele albastre). Originea acestor regnuri nu este cunoscută, dar se apreciază că au apărut la scurt timp după apariția vieții. Una dintre cele mai semnificative deosebiri între Archaea, pe de o parte, și Bacteria și eucariote (excluzând organitele), pe de altă parte, este *membrana lipidică*. La Archaea, legătura dintre acidul gras și glicerol este de tip *eter*, în timp ce la Bacteria și eucariote, de tip *ester*. Prin alte caracteristici celulare, Archaea se aseamănă cu eucariotele și mai puțin cu Bacteria (compoziția chimică a peretelui celular, inițiatorul ARN-s, proprietăți ale ribozomilor și altele). Datele actuale de biochimie comparată sugerează că cele trei domenii s-au desprins separat dintr-un stoc ancestral de procariote.

Primele procariote au fost anaerobe (chemoautotrofe sau fotoautotrofe). Acestea au procesat energia chimică fără a folosi O_2 ca acceptor de electroni. Procariotele fotosintetizante au fost atât de abundente acum 3,4 miliarde de ani, încât fosilele lor parțial descompuse au format întinse depozite de carbon asemănătoare cărbunelui produs de plantele vasculare, 3 miliarde de ani mai târziu.

Se cunosc trei tipuri principale de procariote anaerobe fotoautotrofe care trăiesc în sedimente lipsite de oxigen: bacteriile verzi sulfuroase, bacteriile purpurii sulfuroase și bacteriile purpurii nesulfuroase. Pentru acestea, oxigenul este un gaz otrăvitor. Aceste bacterii conțin bacterioclorofilă de tip *a*, *b* și *c* precum și carotenoizi roșii sau galbeni. Acești pigmenți absorb lumina cu lungime de undă care nu este absorbită de clorofilă.

Procesul cel mai important din natură, care a dus la creșterea cantității de oxigen din atmosferă și hidrosferă, a fost *fotosinteza aerobă*. Dacă la bacteriile fotosintetizante anaerobe, sursa de electroni poate fi o substanță precum hidrogenul sulfurat, la bacteriile fotosintetizante aerobe (Cyanobacteria), donorul de electroni este apa, care se oxidează la oxigen molecular, ce se eliberează în natură (atmosferă și hidrosferă); aproape tot oxigenul din atmosferă provine din fotosinteză. Tot prin fotosinteză, carbonul din CO_2 este incorporat ca element nutritiv și de creștere în materia vie.

La început, oxigenul a fost un gaz toxic pentru microorganismele existente, anaerobe. Acumularea oxigenului în natură a determinat dispariția multor microorganisme anaerobe și crearea unui nou mediu de viață – *mediul aerob.*

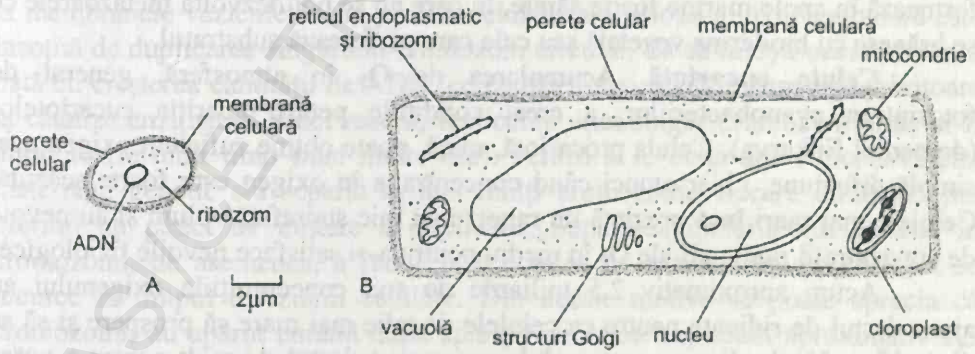


Fig. 161. Alcătuirea unei celule procariote (A) și eucariote (B); de remarcat că mitocondria și cloroplastul au o membrană dublă (după Irene Ridge și I. Gilmour, în P. Skelton, 1994).

Procariotele aerobe fotosintetizante (Cyanobacteria), care au trăit la început în condiții anoxice, au contribuit, alături de eucariote, la acumularea de oxigen în mediul înconjurător. Resturile acestor bacterii (=alge albastre) sunt abundent reprezentate în depozite fosile numite *stromatolite*. Succesul evolutiv al cyanobacteriilor a creat perspectiva dezvoltării vieții aerobe, care caracterizează astăzi cele mai complexe forme de viață.

Acumularea oxigenului molecular a permis celulelor să folosească oxigenul ca acceptor de electroni în procesele de descompunere a materiei organice, cu obținerea de energie, utilizând reacția de *respirație aerobă*:

$$(CH_2O)n + n\ O_2 \rightarrow n\ CO_2 + n\ H_2O + \text{energie}$$

Prin această reacție, celulele puteau obține de 18 ori mai multă energie decât în reacția de fermentație.

Procariotele heterotrofe obțin energia din oxidarea unor molecule organice, atât prin respirația aerobă (dacă acceptorul final de electroni este oxigenul), cât și prin respirație anaerobă (dacă există alți acceptori finali de electroni –fier trivalent, sulfați, sulfuri, nitrați). Respirația aerobă produce o cantitate mai mare de energie decât cea anaerobă.

Celulele procariote se reproduc printr-o simplă fisiune celulară. Toate organismele procariote sunt haploide (un singur cromozom circular).

Dovezi geologice ale evoluției procariotelor. Cele mai evidente dovezi fosile ale existenței procariotelor fotoautotrofe în Arhaic sunt *stromatolitele*. Acestea sunt depozite calcaroase cu o structură lamelară, produse de algele albastre (Cyanobacteria) încă de acum 3500 m.a. În prezent, stromatolite se formează în apele marine foarte sărate, în care nu se pot dezvolta metazoarele ce se hrănesc cu bioderma vegetală sau cele care perforează substratul.

Celula eucariotă. Acumularea de O_2 în atmosferă, generat de fotosinteza cyanobacteriilor, a creat condițiile pentru apariția eucariotelor (domeniul Eukarya). Celula procariotă, mică, poate obține suficient oxigen prin simplă difuziune, chiar atunci când concentrația în oxigen este foarte scăzută. Celulele mai mari însă prezintă un raport mai mic suprafață/volum și au nevoie de concentrații mai mari ale O_2 în mediu pentru a-și satisface nevoile fiziologice.

Acum aproximativ 2,5 miliarde de ani, concentrațiile oxigenului au ajuns destul de ridicate pentru ca celulele de talie mai mare să prospere și să se diversifice. Unele dintre aceste celule au crescut destul de mult pentru a putea consuma celule mai mici; acestea au reprezentat primii prădători. Majoritatea prăzilor au murit după înglobarea lor, dar unele dintre ele au supraviețuit și eventual au evoluat în ceea ce sunt acum organitele celulare – mitocondrii și

cloroplaste; aceste organite citoplasmatice păstrează o relație de avantaj reciproc (endosimbioză) cu gazdele lor.

Eucariotele primitive au fost reprezentate de celule cu structură simplă, asemănătoare procariotelor moderne, lipsite de mitocondrii, cloroplaste și nucleu cu membrană nucleară. Pe măsură ce aceste celule au devenit mai mari a evoluat nucleul și aparatul mitotic, o dată cu separarea ADN în unități distincte – *cromozomii*.

În ceea ce privește modul de hrănire heterotrof, primele eucariote, spre deosebire de procariote care absorb moleculele organice la nivelul membranei celulare, au fost capabile de *fagocitoză*. Înglobarea hranei prin fagocitoză într-o vacuolă digestivă înconjurată de membrană a constituit un mod mai eficient de hrănire (hrana din vacuolă nu este împărțită cu alți indivizi) și, totodată, a constituit calea prin care au fost asimilați indivizi de procariote ce vor deveni, mai târziu, organite celulare esențiale ale celulei eucariote (mitocondrii, cloroplaste). Celula eucariotă a apărut, după toate probabilitățile, printr-o succesiune de modificări organizatorice treptate în condițiile formării unui mediu cu caracter oxigenic. Pornindu-se de la o celulă procariotă anaerobă, capabilă de fagocitoză, s-ar fi realizat următoarele transformări succesive (teoria endosimbiozei) (Fig. 162):

- pierderea peretelui celular și, apoi, plierea membranei celulare, modificări ce au condus la creșterea suprafeței de absorbție a nutrimentelor din mediul înconjurător;

- din plierile membranare intracitoplasmatice s-au desprins vezicule tapisate cu ribozomi, unele dintre acestea înconjurând filamentele de ADN;

- formarea unui *precursor al nucleului* pe măsură ce ADN-ul se atașează la membranele veziculelor din jur. La celulele procariote, diviziunea binară este însoțită de duplicarea singurului cromozom circular. La strămoșii eucariotelor, o dată cu creșterea cantității de ADN, ce codifica mai multă informație privitoare la cataliza enzimatică a noi reacții, replicarea unui singur cromozom uriaș ar fi durat foarte mult timp (mai multe ore). Pentru a se evita acest inconvenient, materialul genetic s-a separat în mai mulți cromozomi, fiecare dintre aceștia oferind un punct de inițiere a duplicării. Separarea materialului genetic în cromozomi, de asemenea, a redus posibilitatea ca moleculele de ADN să se încurce în timpul diviziunii celulare. Din aceste motive se poate aprecia că cromozomii au apărut curând după apariția eucariotelor, acum aproximativ 2,5 miliarde de ani. Dezvoltarea nucleului a facilitat funcționarea unor genomuri mari, precum și recombinarea genomului în cadrul reproducerii sexuate.

- diferențierea, totodată, a unui *citoschelet,* format din actină și microtubuli. Microtubulii care pătrund în unele prelungiri ale celulei vor prefigura *flagelii* – primele organite de mișcare specializate;

- o parte din veziculele interne devin lizozomi, utilizând enzime din reticulul endoplasmatic primitiv;

- *endocitoza* unor celule de procariote a definitivat echipamentul complet al celulei care a căpătat nucleu individualizat, după cum urmează: prin înglobarea unor procariote capabile de detoxifiere s-au format *peroxizomii* (cu rol în descompunerea molelulelor toxice de peroxid de hidrogen acumulat în citoplasmă ca urmare a creşterii cantităţii de oxigen în atmosferă); înglobarea unor procariote capabile să genereze ATP a dus la formarea *mitocondriilor*, sediul respiraţiei celulare; în sfârşit, prin endocitoza unor cianobacterii, care puteau sintetiza material organic utilizând energia solară (fotosinteza), au luat naştere *cloroplastele*. Celulele procariote endosimbiontice au devenit *organite celulare permanente* ale celulei eucariote.

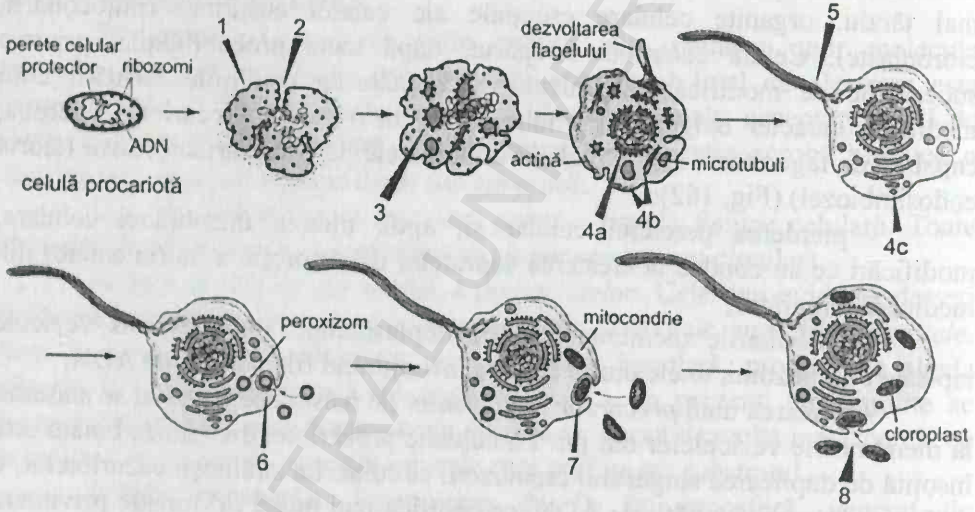


Fig. 162. Apariţia eucariotelor conform teoriei simbiontice. 1 – pierderea peretelui celular a fost, probabil, prima modificare; 2 – plierea membranei celulare a crescut suprafaţa de absorbţie a nutrimentelor din mediul înconjurător; 3 – formarea de membrane interne tapisate cu ribozomi, dintre care unele înconjurau ADN-ul; 4a – formarea unui precursor al nucleului pe măsură ce ADN-ul s-a ataşat la membrana unei vezicule invaginate; 4b – formarea unui citoschelet din actină şi microtubuli; 4c – unele vezicule digestive primitive au evoluat în lizozomi, utilizând enzime din reticulul endoplasmatic primitiv; 5 – formarea unui flagel capabil de propulsie; 6 – formarea peroxizomilor, probabil prin endocitoza unor procariote cu capacităţi în detoxifiere; 7 – formarea prin endocitoza unor procariote a mitocondriilor, capabile să genereze ATP; 8 – endocitoza unor cianobacterii a dus la constituirea cloroplastelor care au permis celulei gazdă să producă substanţe organice, utilizând energia solară. Endosimbioza cuprinde stadiile 6, 7 şi 8 (după W. Purves şi colab., 1998).

Teoria endosimbiozei privind originea celulei eucariote se bazează pe dovezi de biochimie comparată a organitelor celulei eucariote şi a procariotelor libere, şi studii de ultrastructură celulară. Astfel, atât cloroplastul cât şi mitocondria conţin ribozomi, care sunt în mod clar de tip procariot. Mai mult, ribozomii din aceste organite prezintă secvenţe de ARN ribozomal caracteristic domeniului Bacteria, şi funcţia acestuia este inhibată de aceleaşi substanţe antibiotice care afectează funcţia ribozomilor din bacteriile libere actuale. De asemenea, mitocondriile şi cloroplastele conţin mici cantităţi de ADN într-o formă circulară, închisă prin legături covalente, caracter tipic al procariotelor.

Pe de altă parte, nu toate eucariotele au avut nevoie de organite. Astăzi sunt cunoscute microorganisme eucariote lipsite de mitocondrii şi cloroplaste, fapt ce arată că aceste organite nu au fost obligatorii în funcţionarea celulei eucariote. Atunci când au apărut celulele eucariote, oxigenul molecular era relativ abundent în mediile de viaţă. În condiţiile în care O_2 inactivează nitrogenaza, enzimă ce asigură fixarea azotului molecular în celule, şi azotul fixat era mai puţin rar (NH_3, NO_3^-), organismele eucariote au pierdut capacitatea de a fixa azotul molecular (N_2), capacitate care a rămas până astăzi o proprietate exclusivă a procariotelor (a se vedea şi pg. 100).

Reproducerea sexuată şi avantajele ei evolutive. Procariotele se reproduc printr-o simplă diviziune a celulei însoţită de o duplicare a materialului genetic. Diviziunea celulară în urma căreia rezultă două celule identice, cu acelaşi număr de cromozomi, se numeşte *mitoză*. Atunci când duplicarea ADN, întâmplător şi accidental, nu a fost însoţită de diviziunea celulei, a rezultat o celulă *diploidă*.

Eucariotele se caracterizează prin starea diploidă a celulelor. Celula diploidă prezintă anumite avantaje: cromozomii afectaţi pot fi mai bine reparaţi decât în cazul unei celule haploide (cu număr de cromozomi redus la jumătate) pentru că există o copie neafectată a materialului genetic ce poate servi ca matriţă pentru reparare. Dar chiar în cazul în care reparaţia nu este posibilă, o singură copie duplicată a genomului poate asigura continuitatea vieţii celulare. O celulă diploidă poate, de asemenea, rezulta prin fuziunea a două celule haploide.

Diviziunea celulară prin care se formează celule haploide, capabile de fuziune pentru a se reface o celulă diploidă, se numeşte *meioză*. Meioza cuprinde două etape de diviziune a unei celule diploide, în urma cărora rezultă patru celule haploide numite *gameţi*. Prima diviziune este reducţională, rezultând două celule cu număr redus la jumătate de cromozomi (bicromatidici); a doua diviziune, ecvaţională, dă naştere la încă două celule (în total patru) cu acelaşi număr haploid de cromozomi (dar unicromatidici, cromatida pereche fiind apoi sintetizată).

La celulele animale, meioza produce direct *gameți*. La plante și unii fungi, meioza dă naștere la *spori haploizi* care suferă mitoze, producând un corp pluricelular haploid. Anumite celule ale acestui corp pluricelular haploid dau naștere prin mitoză, în cele din urmă, la *gameți haploizi* și ciclul de viață continuă.

În prima diviziune a meiozei pot exista schimburi de cromatină între cromozomii omologi, fenomen numit *crossing-over*. În timpul diviziunii reducționale, cromozomii omologi merg la întâmplare spre polii celulei, rezultând seturi noi de cromozomi. De aici rezultă că meioza este sursa a două tipuri de recombinare a materialului genetic: o *recombinare intracromozomială* (prin crossing-over) și o *recombinare intercromozomială* (prin distribuția probabilistică a cromozomilor omologi în gameți). Aceste recombinări ale materialului genetic reprezintă o sursă imensă de *variabilitate*. Totodată, gameții de la indivizii masculi și cei de la indivizii femeli pot copula la întâmplare, rezultând o mare varietate de combinații genetice ce vor aparține la tot atâți indivizi.

Procariotele se reproduc în principal prin diviziune, dar majoritatea sunt capabile să schimbe între ele mici fragmente de ADN, proces numit *transfer de gene*. Pentru a realiza acest schimb de gene, procariotele se atașează una la alta, proces numit *conjugare*. Reproducera sexuată a eucariotelor este în esență o conjugare foarte organizată în care întregul material genetic al individului este recombinat.

Indivizii rezultați din reproducera sexuată nu sunt copii fidele ale organismului parental, ci entități genetice diferite într-o anumită măsură. Astfel de indivizi cu caractere variabile dar care se pot reproduce sexuat, având în comun același tip de material genetic formează o *specie*. Totalitatea genelor, cu variantele lor alele, care se găsesc la o specie se numește *fond de gene*. Indivizii din două specii diferite nu se pot încrucișa între ei pentru că au fonduri de gene diferite.

Procesul prin care un anumit individ lasă urmași mai mulți sau mai eficienți în anumite condiții de mediu decât un alt individ se numește *selecție naturală*. Fondul de gene al unei specii evoluează pe parcursul generațiilor sub acțiunea selecției naturale, mărindu-se deosebirile între specii, fapt care duce la apariția categoriilor sistematice supraspecifice (gen, familie, ordin, clasă etc.).

De aici rezultă că specia biologică și taxonomică adevărată este cea sexuată. Speciile organismelor agame sunt de fapt clone de indivizi separate după nișa ecologică diferită. Unele eucariote au conservat sau au revenit la reproducerea asexuată dacă aceasta prezintă avantaje în anumite condiții de mediu.

Sexualitatea este păstrată la organismele pluricelulare ca urmare a unui avantaj diferit față de cel care inițial i-a favorizat apariția. În timp ce avantajul inițial al sexualității a vizat direct indivizii, în ceea ce privește materialul lor genetic, sexualitatea s-a păstrat ulterior prin efectele ei asupra urmașilor. Progeniturile unui organism pluricelular sunt mult mai diverse din punct de vedere genetic. Într-un mediu ce variază în spațiu și timp, urmașii uniformi genetic ai unui organism asexuat este mai puțin probabil că găsesc condiții corespunzătoare de viață comparativ cu urmașii diferiți genetic ai unui organism sexuat. Ca urmare, sexualitatea a fost păstrată de organismele pluricelulare ca avantaj evolutiv.

În concluzie, celula eucariotă, comparativ cu cea procariotă, se deosebește prin următoarele trăsături: talie considerabil mai mare, metabolism, în general aerob (heterotrof sau fotoautotrof), reproducere prin *mitoză*; apariția *sexualității* – celulele diploide prin diviziune de tip *meiotic* (reducțional) formează gameți haploizi.

Evoluția mitozei, diploidiei, meiozei și a ciclului sexual a favorizat o mare diversificare și creștere a complexității eucariotelor care cunosc o dezvoltare explozivă acum 1,5 miliarde de ani. Ele au continuat complicarea structurală prin trecerea la organismul pluricelular.

Astăzi eucariotele sunt reprezentate de celule solitare, celule asociate în colonii sau prin organisme pluricelulare.

Dovezi ale existenței primelor eucariote. Primele eucariote fosile datează din Proterozoic. Apartenența de eucariote a unor urme de celule fosile are în vedere mărimea celulei, eucariotele fiind în medie mult mai mari decât procariotele. Majoritatea procariotelor au un diametru mai mic de 10 μm, iar bacteriile de sub 1 μm, în timp ce majoritatea eucariotelor unicelulare au dimensiuni de 10-100 μm, iar unele sunt chiar macroscopice. Începând cu acum 1600 m.a. celulele fosile prezintă o creștere semnificativă în diametru, ajungând la 30 μm, iar de acum 1200–1400 m.a. dimensiunile celulelor măsoară 40-60 μm. Aceste date permit atașarea fosilelor respective la grupul eucariotelor. Cele mai vechi microfosile care se consideră că ar aparține eucariotelor provin din roci cu vechimea de 2100 m.a. (Michigan, SUA). Acestea sunt niște filamente spirale care au fost interpretate ca o specie de *Grypania* (posibil o algă) – eucariot filamentos dispus în spirală, cunoscut și în strate vechi de 1400 m.a.

Înmulțirea fosilelor de celule eucariote este corelată cu creșterea nivelului oxigenului atmosferic, care a atins acum 1900 m.a. 15% din valoarea nivelului actual. Această corelație se explică prin faptul că eucariotele sunt, în esență, aerobe.

O altă categorie de dovezi, ce ține mai curând de geochimie decât de paleontologie, sugerează că celulele eucariote au fost prezente acum 1700 m.a.

Aceste dovezi sunt legate de prezența în bitum a unor substanțe numite *sterani*. Steranii se formează din lipide membranare numite *steroli*, prezente la celulele eucariotelor. Cu privire la vechimea eucariotelor, părerea generală este că acestea existau într-un număr semnificativ acum 2100-1900 m.a.

Apariția și dezvoltarea pluricelularității. Anumite celule asociate în cadrul unor agregate celulare au evoluat în direcția specializării morfo-funcționale și a constituirii *individului pluricelular* (a se vedea și vol. II, pg. 51-53).

Agregatele celulare puteau fi temporare sau permanente (colonii). Viața celulelor în cadrul unei colonii prezenta mai multe avantaje decât existența solitară. În cadrul unei colonii, celula componentă era mai bine apărată și avea mai multe șanse de supraviețuire (ca individ și ca specie). Viața colonială a permis ulterior specializarea morfo-funcțională a membrilor coloniei astfel încât colonia va funcționa ca un întreg. Specializarea celulară va conduce la apariția de structuri integrate ierarhic: țesuturi, organe, aparate și sisteme, iar întregul complex pluricelular va căpăta valoarea de individ biologic pluricelular.

Pluricelularitatea la nivelul individual a apărut ca strategie adaptativă. Organismele unicelulare prosperă acolo unde toate necesitățile vitale sunt satisfăcute de un singur mediu de viață (condiții omogene de mediu, de exemplu mediul marin). Organismele pluricelulare au tendința să predomine acolo unde pot trage foloase din talia lor mai mare și din capacitatea lor de a exista în mai multe medii de viață (condiții heterogene). Organizarea pluricelulară a fost cea mai bună cale de sporire a dimensiunilor. O celulă nu poate crește mult în dimensiuni deoarece masa vie protoplasmatică nu ar mai putea realiza, într-o măsură suficientă, schimburi cu mediul înconjurător. Schimburile se fac la nivelul membranei celulare. Cu cât o celulă este mai mare, raportul dintre suprafața și volumul său scade. În cazul unei celule excesiv de mari, suprafața ei ar deveni insuficientă (suprafața crește la pătrat iar volumul la cub). În schimb, nucleul ar trebui să ajungă la dimensiuni neobișnuit de mari pentru a putea asigura sintezele necesare volumului mare de citoplasmă, ceea ce ar avea, fără îndoială, urmări grave asupra mecanismului diviziunii și a sistemului genetic.

La plante, în mod deosebit, se poate constata că mărirea dimensiunilor corporale a oferit avantaje considerabile în situațiile în care acestea au organe situate în mai multe medii de viață (rădăcina în pământ sau apă, tulpina cu frunzele în atmosferă). La microorganisme, avantajoasă s-a dovedit rapiditatea explorării mediului, în condițiile unor talii reduse.

Pentru animale (pluricelulare), dimensiunile mari oferă avantaje în condițiile în care, ele fiind heterotrofe, se hrănesc cu alte organisme. Aici a avut loc o coevoluție între prădător, care a fost la început mai mare, și prada care s-a

apărat prin creşterea taliei. La unicelulare, prada este mai mică decât prădătorul care, altfel, nu o poate îngloba în citoplasmă. Paraziţii constituie un caz aparte. Ei trebuie să fie destul de mici pentru a putea exploata cât mai eficient gazda.

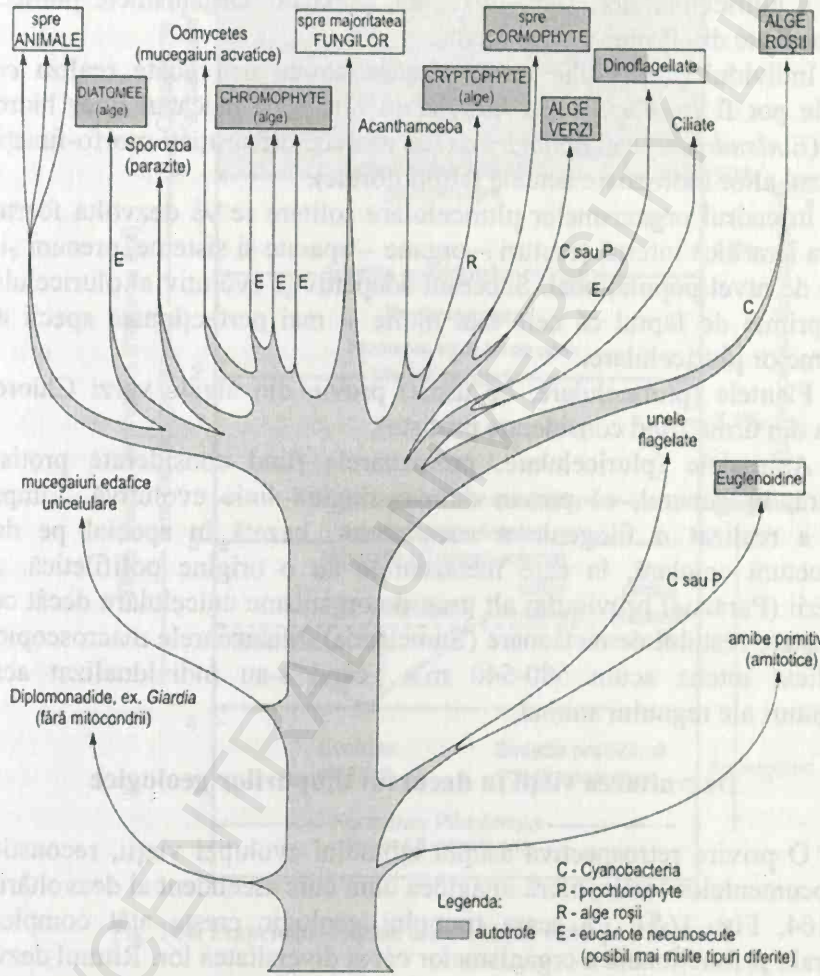


Fig. 163. O posibilă filogenie a eucariotelor (după Irene Ridge şi I. Gilmour, în P. Skelton, 1994).

Evoluţia la nivel pluricelular

Organismele pluricelulare au apărut polifiletic, independent în cadrul mai multor linii de evoluţie. Este de remarcat că aceste linii evolutive independente de organisme pluricelulare s-au separat dintr-un trunchi comun

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

aproximativ în acelaşi timp şi nu provin unele din altele (Fig. 163). Explicaţia acestui fenomen nu se cunoaşte, dar se crede că apariţia *sexualităţii,* care separă populaţiile în descendenţă, ar fi o cauză. Astfel, unele protiste actuale precum Diplomonadida sau Euglenoidida, care au o origine mai veche decât marea radiaţie a pluricelularelor, sunt, în esenţă, asexuate. Organismele pluricelulare sunt cunoscute din Proterozoicul mediu.

Individul pluricelular poate rămâne solitar sau poate realiza *colonii.* Coloniile pot fi *izomorfice* (cu indivizi identici), ca în cazul unor hidrozoare actuale (*Eudendrium*) sau *polimorfice* (cu indivizi diferenţiaţi morfo-funcţional), ca în cazul altor hidrozoare actuale (sifonoforele).

În cadrul organismelor pluricelulare solitare se va dezvolta foarte mult structura ierarhică internă ţesuturi – organe – aparate şi sisteme, precum şi interrelaţiile de nivel populaţional. Succesul adaptativ şi evolutiv al pluricelularităţii este exprimat de faptul că cele mai multe şi mai perfecţionate specii aparţin organismelor pluricelulare.

Plantele (pluricelulare, de uscat) provin din algele verzi Chlorophyta (acestea din urmă fiind considerate protiste).

Animalele (pluricelulare, protozoarele fiind considerate protiste) se consideră, în general, că provin dintr-o singură linie evolutivă. Limpscomb (1989) a realizat o filogenie a eucariotelor, bazată în special pe date de ultrastructură celulară, în care metazoarele au o origine polifiletică. Astfel, spongierii (Parazoa) provin din alt grup de organisme unicelulare decât cel care a dat naştere restului de metazoare (Eumetazoa). Metazoarele macroscopice s-au diversificat intens acum 580-540 m.a., când s-au individualizat actualele încrengături ale regnului animal.

Dezvoltarea vieţii în decursul timpurilor geologice

O privire retrospectivă asupra tabloului evoluţiei vieţii, reconstituit pe baza documentelor fosile, oferă imaginea unui curs ascendent al dezvoltării vieţii (Fig. 164, Fig. 165). La scara timpului geologic creşte atât complexitatea structurală şi funcţională a organismelor cât şi diversitatea lor. Ritmul dezvoltării vieţii nu a fost uniform; el a decurs relativ lent pe parcursul Precambrianului, pentru a se accelera tot mai mult în Phanerozoic. Creşterea diversităţii a fost marcată de scăderi ale acesteia, uneori rapide la scara timpului geologic, ce fac obiectul extincţiilor în masă. Fiecare unitate geocronologică (eră, perioadă etc.) este caracterizată printr-un anumit complex de floră şi faună. Succesiunea complexelor floristice şi faunistice în decursul timpurilor geologice s-a realizat într-o legătură cauzală cu schimbarea permanentă a condiţiilor generale de

mediu. De aceea, tabloul vieții trecutului geologic nu poate fi reconstituit în afara datelor despre evoluția scoarței terestre și a marilor domenii de viață.

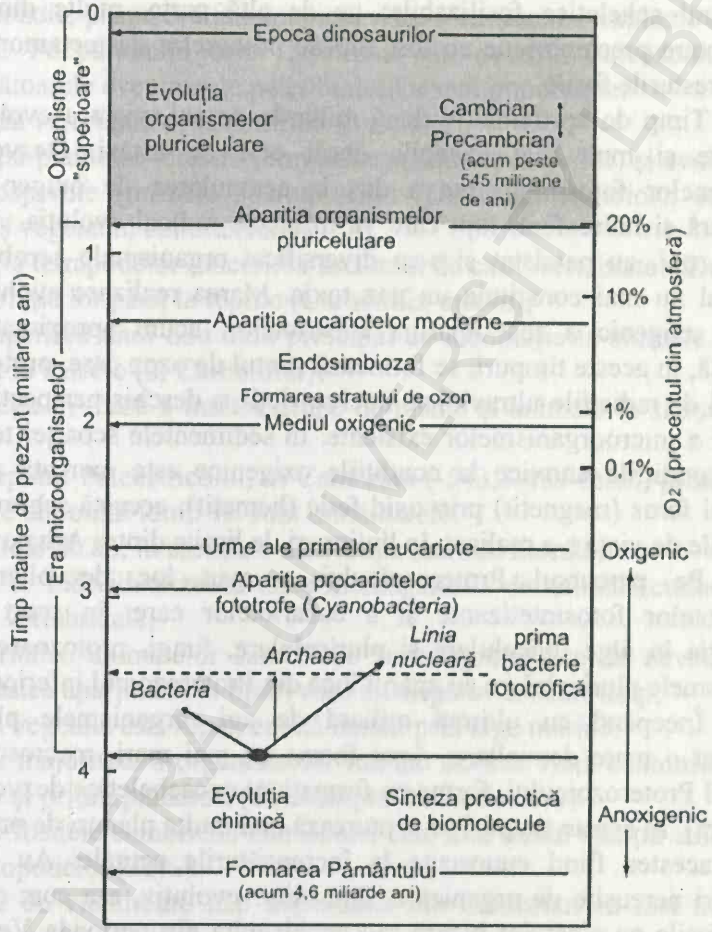


Fig. 164. Etapele principale ale evoluției vieții pe Pământ

Viața a apărut acum aproximativ 4 miliarde de ani ca rezultat al unei îndelungate evoluții a materiei organice, în condițiile existente pe Pământul arhaic. Cele mai vechi urme de viață, de 3,5 miliarde ani aparțin unor organisme unicelulare autotrofe, marine, și anume bacteriile și algele albastre. Algele albastre (Cyanophyta=Cyanobacteria) au format *stromatolite* – depozite calcaroase cu structură fin lamelară, care reprezintă cele mai vechi structuri biogene de pe Pământ. În rocile cristaline precambriene s-a găsit grafit, care provine din carbonul acumulat în corpul organismelor. Evoluția în decursul Arhaicului și

celei mai mari părți din Proterozoic este greu de urmărit pe baza urmelor fosile deoarece organismele existente atunci erau, în general, simplu organizate (celule izolate, colonii celulare sau organisme pluricelulare microscopice) și lipsite de formațiuni scheletice fosilizabile; pe de altă parte, multe dintre depozitele sedimentare precambriene au fost supuse proceselor de metamorfozare care au distrus resturile fosile.

Timp de aproximativ două miliarde de ani, viața a evoluat în condiții anaerobe și mult mai instabile decât cele de astăzi. Dezvoltarea microorganismelor fotosintetizante a dus la acumularea de oxigen molecular în atmosferă și hidrosferă, fapt care va influența radical evoluția vieții. În aceste condiții noi, au persistat și s-au diversificat organismele aerobe, pentru care oxigenul nu mai constituia un gaz toxic. Marea realizare evolutivă legată de mediul oxigenic a fost apariția eucariotelor, acum aproximativ 2000 m.a. Totodată, în aceste timpuri, se formează stratul de ozon care, protejând suprafața planetei de radiațiile ultraviolete nocive vieții, a deschis perspectiva unei ample evoluții a microorganismelor existente. În sedimentele scoarței terestre trecerea de la condițiile anoxice la condițiile oxigenice este marcată prin înlocuirea oxidului feros (magnetit) prin oxid feric (hematit); această schimbare majoră în condițiile de viață s-a realizat, în linii mari, la limita dintre Arhaic și Proterozoic.

Pe parcursul Proterozoicului a avut loc dezvoltarea intensă a procariotelor fotosintetizante și a eucariotelor care, în scurt timp, se vor diferența în alge unicelulare și pluricelulare, fungi, protozoare și metazoare. Organismele pluricelulare au apărut încă din Proterozoicul inferior.

Începând cu ultimul miliard de ani, organismele pluricelulare au cunoscut o mare dezvoltare. Apar forme tot mai mari, macroscopice și, către sfârșitul Proterozoicului, forme cu formațiuni exoscheletice dezvoltate (fauna de Ediacara). În aceste timpuri se conturează mai multe planuri de organizare, unele dintre acestea fiind cunoscute la încrengăturile actuale. Au existat însă și încercări nereușite de organizare, fără viitor evolutiv, așa cum o demonstrează unele fosile cu alcătuire bizară sau neobișnuită din perioada Vendiană sau din Cambrian (fauna tommotiană și fauna de Burgess).

De acum aproximativ 545 m.a., când începe eonul Phanerozoic, resturile fosile sporadice încep să fie înlocuite cu asociații fosilifere mult diversificate și localizate în paleobioprovincii (atlantică, pacifică, sinică); paleobioprovinciile se deosebesc unele de altele prin anumite elemente de faună specifice.

Eonul Phanerozoic, care reprezintă doar a opta parte din istoria Pământului, conține în depozitele sale cele mai multe indicii despre viața trecutului. La începutul acestui timp, uscatul era mult fragmentat în cadrul mai multor arii continentale situate mai mult în Emisfera Sudică. În partea de mijloc a Phanerozoicului (Permian – Triasic) uscaturile se adună, de o parte și de alta a

ecuatorului, într-un supercontinent (Pangaea), iar în a doua parte a sa are loc fragmentarea Pangaeii şi deriva continentelor, cu formarea unor suprafeţe de uscat mai întinse în Emisfera Nordică.

În Paleozoic, prima eră fanerozoică, viaţa a cunoscut o explozie de viaţă fără precedent. Pe parcursul celor 300 m.a. cât a durat Paleozoicul, s-au înregistrat următoarele evenimente paleobiologice mai importante:

- apariţia vertebratelor (Cambrian superior);
- apariţia plantelor terestre (cormofite) (Silurian superior) şi evoluţia lor până la gimnosperme (primele spermatofite) (Devonian superior); formarea primului înveliş vegetal al continentelor;
- apariţia tetrapodelor (cucerirea uscatului de către vertebrate) (Devonian superior) şi evoluţia lor până la reptile (Carbonifer mediu);
- descoperirea unui nou mod principal de locomoţie la animale – locomoţia prin zbor la insecte (în Carbonifer);
- extincţia în masă a multor grupe de plante şi animale la sfârşitul erei (Permian).

La începutul Paleozoicului, în Cambrian (-543,3-489 m.a.), principalele caracteristici ale tabloului lumii vii sunt următoarele:

- vieţuitoarele au, în esenţă, o distribuţie marină, litorală;
- acum se individualizează toate încrengăturile de animale cunoscute şi astăzi, inclusiv vertebratele;
- majoritatea animalelor cambriene sunt reprezentate de nevertebrate, unele dintre acestea aparţinând la tipuri care au dispărut în scurt timp;
- lumea vegetală este reprezentată numai prin alge marine;
- marea majoritate a organismelor marine duceau viaţă bentonică, fiind microfage; apar şi primii prădători (de exemplu *Anomalocaris*).
- dintre fosilele cambriene cunoscute, cele mai multe aparţin trilobiţilor (50%) şi brachiopodelor (30%).

Grupele de vieţuitoare mai importante din Cambrian au fost trilobiţii, brachiopodele, archaeocyathele, carpoideele, moluştele, anelidele polichete, spongierii. La sfârşitul Cambrianului dispar numeroşi trilobiţi şi toate archaeocyatele.

În Ordovician (-489-440 m.a.) viaţa marină este mult mai variată decât în Cambrian. Primele grupe de prădători din lumea bentosului marin aparţin cefalopodelor nautiloidee şi merostomatelor. Apar grupe noi de animale precum stromatoporoideele, coralii tabulaţi, ostracodele, briozoarele, crinoideele, blastoideele, echinoideele, somasteroideele, asteroideele, foraminiferele, ostracodermii. Acum cunosc o mare dezvoltare cefalopodele nautiloidee, graptoliţii, trilobiţii, merostomatele eurypteride, brachiopodele, cystoideele, edrioasteroideele,

blastoideele, crinoideele, bivalvele şi gastropodele, briozoarele. La sfârşitul perioadei dispar graptoliţii axonolipi.

Din Silurian (-440-417 m.a.) apar primele indicii sigure ale vieţii pe uscat. Primele plante vasculare adaptate la viaţa de uscat au fost psilopsidele (*Cooksonia*, Silurian mediu), dintre pteridofite; ele au apărut din alge verzi pluricelulare, marine. Tot din Silurianul mediu datează cel mai vechi artropod de uscat cunoscut – *Kalbarria brimmellae* (Australia).

Nevertebratele marine continuă dezvoltarea prin numeroase grupe: stromatoporoidee, corali tabulaţi, tetracorali, nautiloidee (ating apogeul), merostomate eurypteride, brachiopode, briozoare, ostracode, gastropode prosobranhiate, bivalve, tentaculiţi, crinoidee, graptoliţi axonofori şi dendroizi. Vertebratele sunt reprezentate prin agnate (ostracodermi) şi primele gnatostomate (peşti). Cei mai vechi peşti apăruţi în stratele fosilifere din Silurian sunt acantodienii şi rechinii dar cei mai primitivi sunt consideraţi placodermii care lasă fosile în perioada următoare. La sfârşitul Silurianului dispar aproape toţi graptoliţii (cu excepţia câtorva genuri de dendroidee care persistă până în Carboniferul inferior).

În Devonian (-417-354 m.a.), la încheierea orogenezei caledoniene, suprafeţele continentale au crescut considerabil iar clima a devenit mai aridă („Continentul Gresiei Roşii Vechi"). În aceste condiţii, flora de uscat a cunoscut o dezvoltare deosebită. Pe lângă diferite pteridofite – psilopside (*Rhynia*, *Psilophyton*), lepidopside (*Asteroxylon*, *Protolepidodendron*), arthropside (*Calamophyton*) sau filicopside (*Archaeopteris*) apar primele cormofite, la care generaţia sporofitică este mult perfecţionată prin adaptarea plantei (sporofitul) la uscăciune – spermatofitele gimnosperme. De asemenea, în Devonian au apărut primele plante arborescente care au alcătuit primele păduri. Extinderea extraordinară a vegetaţiei pe uscat a condus la constituirea de diverse noi habitate în care s-au dezvoltat artropodele (insecte, arachnide) şi care au atras un nou grup de animale – vertebratele. În Devonianul superior, prin evoluţia peştilor crosopterigieni, au apărut primele tetrapode (*Acanthostega*, *Ichthyostega* şi alte forme arhaice de amfibieni).

În domeniul marin, o serie de nevertebrate continuă dezvoltarea din perioada anterioară: foraminiferele, stromatoporoideele (ating apogeul), tetracoralii (ating apogeul), bivalvele, gastropodele, merostomatele, ostracodele, brachiopodele (un nou apogeu după cel din Ordovician), briozoarele, crinoideele, blastoideele, stelleroideele, echinoideele. Intră într-un uşor declin: trilobiţii, coralii tabulaţi, nautiloideele, cystoideele. Apare un grup nou de moluşte cefalopode – ammonoideele.

Dintre vertebratele marine, peştii apar diversificaţi în placodermi (peşti exclusiv devonieni), acantodieni, peşti osoşi, şi rechini care sunt în plină

dezvoltare (protoselacieni). Peştii ososi cunosc o mare dezvoltare, prin cele două ramuri: sarcopterigieni (crosopterigieni şi dipnoi) şi actinopterigieni (chondrostei). Perioada Devoniană, care încheie Paleozoicul inferior, reprezintă o etapă crucială în dezvoltarea vieţii, prin marea dezvoltare a plantelor de uscat şi prin cucerirea uscatului de către vertebrate.

În Carbonifer (-354-292 m.a.) flora şi fauna terestră continuă să se diversifice. Pteridofitele, care au atins acum maximul dezvoltării lor, şi gimnospermele au format păduri imense care au lăsat astăzi cele mai mari depozite de cărbuni. Pe uscat se dezvoltă insectele (apterygote şi pterygote hemimetabole) şi amfibienii (labyrinthodonţi şi lepospondyli). Apar reptilele (anapside, synapside, diapside). În domeniul marin cunosc o mare dezvoltare foraminiferele, tetracoralii, bivalvele, gastropodele, goniatiţii, ostracodele, briozoarele, brachiopodele, blastoideele, crinoideele, palaechinidele, peştii ososi şi rechinii. Sunt în regres stromatoporoideele, coralii tabulaţi, nautiloideele, trilobiţii.

În Permian (-292-250 m.a.) cutările hercinice, continuate din Carbonifer, duc la extinderea ariilor continentale şi la aridizarea unor zone interioare ale continentelor nordice („Continentul Gresiei Roşii Noi"). În aceste condiţii noi pteridofitele şi amfibienii intră în declin, în timp ce gimnospermele şi reptilele cunosc o mare diversificare, anunţând era Mesozoică. Perioada se încheie cu cea mai mare extincţie în masă cunoscută, care a cuprins organisme marine şi de uscat.

Era Mesozoică a marcat, în timpul celor 185 m.a. cât a durat, următoarele evenimente paleobiologice mai importante:

- dezvoltarea şi diversificarea imensă a gimnospermelor;
- dezvoltarea puternică a cefalopodelor ammonoidee;
- diversificarea extraordinară a reptilelor, care domină toate mediile de viaţă (de uscat, marin şi aerian);
- prima mare radiaţie adaptativă a tetrapodelor în domeniul marin realizată de reptilele marine (placodonte, ichthyosauri, sauropterygieni, crocodilieni, lacertilieni, chelonieni) şi de amfibienii trematosauri;
- apariţia locomoţiei prin zbor la tetrapode: pterosaurii în Triasic, şi păsările în Jurasicul superior; adaptări la planat au realizat lacertilienii în Triasic.
- apariţia peştilor teleosteeni, în Jurasicul superior, – cel mai numeros, diversificat şi specializat grup de peşti;
- apariţia metabolismului homeoterm la două clase noi de tetrapode: mamifere, apărute în Triasicul superior, şi păsări care apar în Jurasicul superior;
- extincţia în masă de la sfârşitul Cretacicului.

În Mesozoic multe dintre grupele vechi paleozoice sunt înlocuite de tipuri mai perfecţionate. Tetracoralii sunt înlocuiţi de hexacorali, nautiloideele

de ammonoidee şi coleoidee, goniatiţii de ceratiţi, palaechinidele de cidaride, trilobiţii de malacostraceele decapode, reptilele synapside de archosauri.

În Triasic (-250-205 m.a.), vastele medii de uscat reunite în cadrul supercontinentului Pangaea au deschis calea unei mari dezvoltări a gimnospermelor, în special conifere, şi a reptilelor. În prima parte a Triasicului persistă încă elemente de floră şi faună de tip paleozoic precum unele pteridisperme, arthropside, stegocefali (*Mastodonsaurus* – cel mai mare amfibian) şi reptile synapside (dicynodonţi). Către sfârşitul perioadei apar dinosaurii (în Carnian) şi mamiferele (în Rhetian). În timp ce dinosaurii au realizat în perioada de 150 m.a. care a urmat o evoluţie extraordinară, dominând toate mediile de uscat, mamiferele au avut în acest timp o evoluţie modestă, cu forme de mici dimensiuni; abia după dispariţia totală a dinosaurilor, la sfârşitul Cretacicului, mamiferele au înregistrat o radiaţie adaptativă comparabilă cu a acestora. La începutul Triasicului tetrapodele de uscat realizează o invazie în domeniul marin: amfibienii trematosauri (stegocefali rachitomi), ichthyosaurii şi sauropterigyenii (reprezentaţi acum prin nothosauri). În cadrul nevertebratelor marine se dezvoltă cefalopodele ammonoidee (apar ceratiţii), bivalvele, gastropodele (cu primele forme sifonate) şi hexacoralii. Gastropodele şi bivalvele cuceresc adâncimile mediului marin. Brachiopodele şi briozoarele au suferit un declin accentuat.

În Jurasic (-205-142 m.a.) transgresiunile marine au dus la extinderea mărilor epicontinentale care au păstrat pe continente un climat cald, uniform. Gimnospermele ating apogeul dezvoltării lor (cycadale, bennettitale, ginkgoale, conifere). Mediul terestru este dominat de archosauri (dinosauri, pterosauri, crocodilieni) iar către sfârşitul perioadei apar păsările (*Archaeopteryx*). În domeniul marin, vertebratele cuprind grupe perfecţionate de rechini (hybodonţi), peşti osoşi, actinopterygieni şi celacanţi, precum şi reptile marine (ichthyosauri şi plesiosauri). Prin apariţia teleosteenilor, peştii osoşi ating apogeul dezvoltării lor. Dintre nevertebrate, o mare dezvoltare au cunoscut amoniţii (Phylloceratida, Lytoceratida şi Ammonitida), belemniţii şi bivalvele pachiodonte, brachiopodele rhynchonellide şi terebratulide, spongierii, foraminiferele miliolide, globorotaliide şi orbitoline.

În prima parte a Cretacicului (-142-65 m.a.), mările epicontinentale extinse şi clima caldă au permis dezvoltarea vegetaţiei (în special gimnosperme) şi a reptilelor gigantice de uscat (dinosauri, pterosauri). În a doua parte a perioadei, mişcările orogenice se intensifică în geosinclinalul Tethys iar clima se răceşte. Acum gimnospermele intră în declin iar angiospermele cunosc o mare diversificare şi extindere geografică. La sfârşitul Cretacicului, numeroase grupe de nevertebrate intră în declin şi dispar (amoniţi, majoritatea belemniţilor, bivalvele hippuritoida şi inoceramide, foraminifere). Marea extincţie de la

sfârşitul Cretacicului se pare că are şi o cauză catastrofică (impactul Pământului cu un asteroid).

În Neozoic, evenimente paleobiologice mai importante au fost:

- dezvoltarea puternică a angiospermelor şi a tetrapodelor endoterme (păsări şi mamifere);
- apariţia omului şi a societăţii omeneşti.

În Paleogen (-65,5-23,8 m.a.) continuă dezvoltarea angiospermelor, în special cele polenizate de insecte; răcirea climei şi caracterul ei sezonier au favorizat dezvoltarea arborilor cu frunze căzătoare. Coniferele continuă să fie numeroase. Mamiferele, în special cele placentare, cunosc o puternică radiaţie adaptativă (carnivore, copitate erbivore, insectivore etc.). În continentele mai izolate se dezvoltă faune de mamifere cu caractere particulare şi deseori convergente celor din Eurasia şi America de Nord: notoungulate, litopterne, pyrotheri, edentate, marsupiale în America de Sud, şi marsupiale în Australia. Radiaţia mamiferelor se extinde şi în domeniul marin (cetacee, sirenieni, pinipede) şi în cel aerian (chiroptere). Dintre mamiferele arboricole, primatele au cunoscut o dezvoltare accentuată.

Neogenul (23,8-1,8 m.a.) a marcat epoca de aur a mamiferelor. În Neogen, multe dintre genurile de mamifere care astăzi au areal sudic, tropical, trăiau şi în Europa. Păsările sunt diversificate în actualele ordine. La sfârşitul Neogenului a apărut genul *Homo*, în Africa.

Răcirea episodică a climei, mai ales în Emisfera Nordică, de la începutul Cuaternarului (-1,8 m.a.-Actual) a determinat numeroase extincţii şi deplasări de floră şi faună. Se constituie zonele actuale de vegetaţie. Evoluţia genului *Homo* a condus la apariţia omului modern (*Homo sapiens*) şi a societăţii omeneşti, care s-a extins pe întreaga planetă.

Ajungând la sfârşitul acestui drum evolutiv de 4,5 miliarde de ani se poate constata că permanenta adaptare la mediul în schimbare a asigurat supravieţuirea diferitelor forme de viaţă. Supravieţuirea nu este direct condiţionată de gradul de organizare, dar, în ansamblu, evoluţia a produs forme tot mai bine organizate şi specializate. Ecosistemele au evoluat şi ele în măsura în care pentru fiecare habitat s-a creat o nişă şi o specie nouă. Evoluţia continuă şi în prezent după aceleaşi reguli; nou este faptul că aproape orice specie, din orice mediu va intra, mai devreme sau mai târziu, în sfera de acţiune a speciei umane.

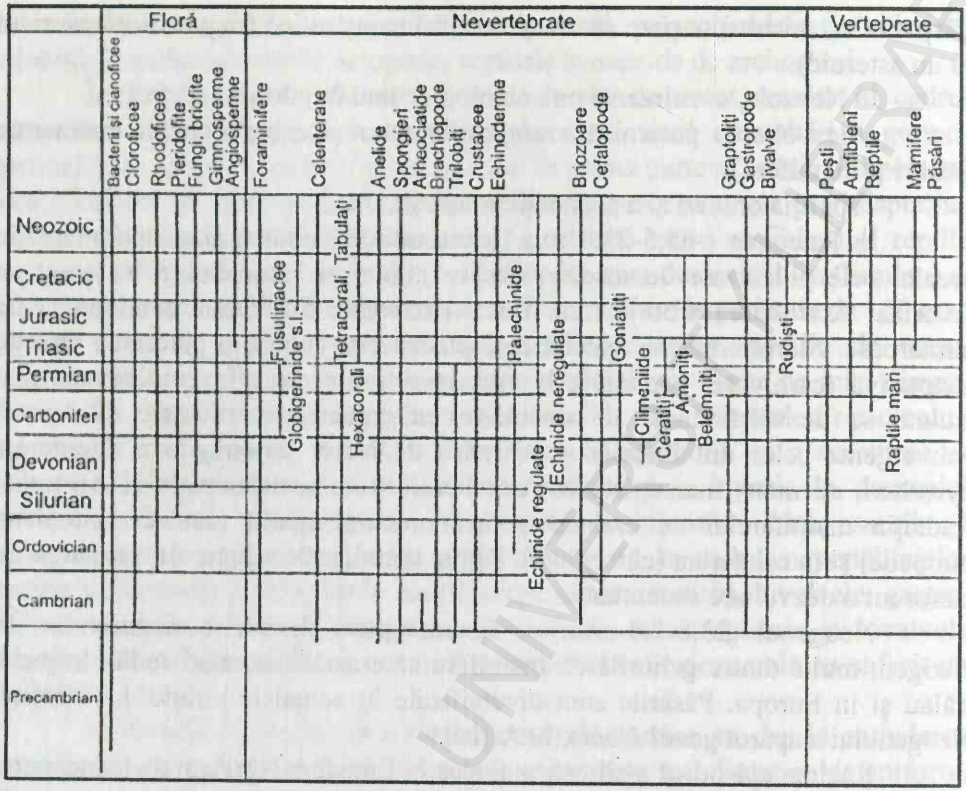


Fig. 165. Distribuţia stratigrafică a principalelor grupe sistematice.

Relevanţa fosilelor în explicarea procesului evolutiv

Conceptul de specie în paleontologie. Pentru sistematicienii care se ocupă cu clasificarea speciilor actuale, specia (biparentală) este o unitate reală formată, în general, dintr-un ansamblu de populaţii în cadrul cărora indivizii se pot încrucişa liber între ei, atât în cadrul populaţiei cât şi între populaţiile vecine. În concepţia asupra speciei ca unitate multidimensională, specia biologică prezintă o variabilitate atât în spaţiu (areal) cât şi în timp. Apariţia unei noi specii presupune instalarea în cadrul populaţiilor a unor mecanisme de izolare reproductivă. În baza mecanismelor de izolare reproductivă, speciile contemporane între ele se separă una de alta în natură şi pot fi identificate ca unităţi taxonomice distincte.

În cazul fosilelor este imposibil de testat izolarea reproductivă. Sistematicianul paleontolog care încearcă să clasifice în specii anumite fosile,

trebuie să răspundă la două întrebări: 1. Cum pot fi recunoscute speciile fosile? şi 2. Cum poate fi estimată variabilitatea populaţională a unei specii fosile?

O cale de a separa speciile fosile apropiate (cu strămoş direct comun) ar fi aceea de a studia, la speciile cu fecundaţie internă, structura organelor copulatoare (genitalii), dar aceste organe fie lipsesc în mod originar, fie nu sunt păstrate la majoritatea speciilor fosile. Speciile paleontologice rămân să fie recunoscute, în aproape toate cazurile, pe baza criteriului asemănării morfologice. În acest mod sunt desemnate *morfospecii* iar relaţia lor cu speciile biologice este adeseori neclară. De altfel, delimitarea de morfospecii creează probleme şi pentru sistematica speciilor actuale; este cazul speciilor gemene sau al speciilor desemnate pe baza unuia sau a câtorva exemplare de colecţie.

Analizele genetice ale populaţiilor actuale au arătat că speciile gemene sunt mai multe decât se credea. Detectarea speciilor gemene printre fosile rămâne însă practic imposibilă.

Pentru a testa importanţa criteriului morfologic s-au făcut analize genetice şi experimente de încrucişare la specii de briozoare actuale separate în specii pe considerente morfologice (Jackson şi Cheetham, 1990). S-a constatat că există deosebiri genetice evidente între speciile morfologice şi, cel puţin în acest caz, există o corespondenţă între speciile recunoscute pe bază de caractere morfologice şi speciile biologice (reale), desemnate pe criteriul izolării reproductive şi al identităţii genetice.

O problemă, mult mai importantă şi dificilă, este invaliditatea conceptului de specie biologică la scară temporală mare. Testul izolării reproductive, utilizat în separarea speciilor biologice, se poate aplica numai pentru populaţiile contemporane între ele.

Dificultăţile de ordin practic şi conceptual apărute atunci când se încearcă separarea în specii strămoş şi specii descendente a unor serii morfologice sunt ilustrate de cazul ipotetic prezentat în continuare (Skelton, 1994).

Să considerăm că are loc o colectare de fosile din şase intervale de colectare dintr-o secvenţă sedimentară (Fig. 166). Colectarea din primul interval relevă o singură morfospecie, P_1. În fiecare din intervalele 2 până la 4, colectările se separă în două grupe morfologice, pe care le considerăm a fi două linii descendente, P_{2A}-P_{3A}-P_{4A} şi P_{2B}-P_{3B}-P_{4B}. Prima linie se continuă şi în ultimele două intervale, P_{5A} şi P_{6A}, dar a doua linie prezintă o subdivizare în alte două grupe morfologice, P_{5B}-P_{6B} şi P_{5C}-P_{6C}. Deoarece exemplarele populaţiilor din fiecare interval au coexistat fără nici o formă intermediară vom presupune că au aparţinut unor specii biologice distincte.

Pentru a separa speciile ancestrale de cele descendente se pot aplica două criterii. Primul criteriu este acela de a utiliza *punctele de ramificare* ca limită între speciile ancestrale şi cele descendente (*criteriul ramificării*), iar al

doilea este de a folosi schimbările morfologice considerabile ca element de departajare (*criteriul morfologic*).

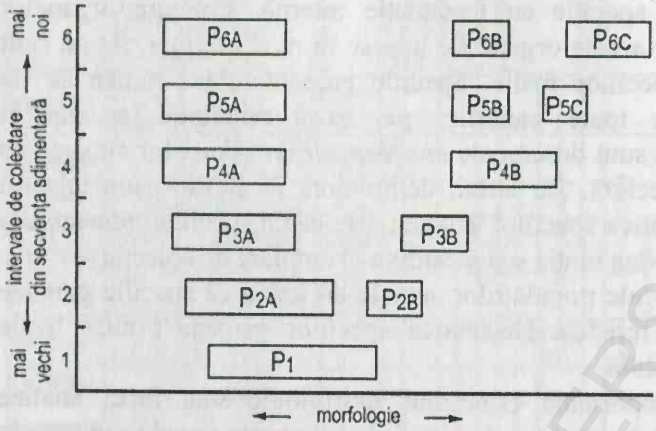


Fig. 166. Colectare ipotetică de probe de fosile din şase intervale succesive de colectare dintr-o secvenţă sedimentară. Cuantumul tuturor variaţiilor morfologice din fiecare probă este indicat prin lungimea dreptunghiurilor (după P. Skelton, 1994).

Adoptând criteriul punctelor de ramificare vom obţine cinci specii, I-V (Fig. 167-A): P_1 este specia I, P_{2A}-P_{6A} formează specia II, P_{2B}-P_{4B} este specia III, P_{5B}-P_{6B} formează specia IV, iar P_{5C}-P_{6C}, formează specia V. Această delimitare corespunde cu *conceptul speciei evolutive* care consideră că o specie reprezintă totalitatea indivizilor care au o istorie evolutivă comună. Cu alte cuvinte, specia evolutivă constă într-o singură linie de populaţii strămoş-descendent, care rămâne distinctă de alte asemenea linii. Limitele strămoş-descendent sunt trasate de fiecare dată când populaţiile diverg în linii separate cu o istorie proprie.

Conceptul speciei evolutive, definit de Simpson (1961), are mai multe deficienţe majore. În primul rând, cum apreciem ceea ce reprezintă o istorie evolutivă comună? Indivizii dintr-o specie nu sunt niciodată complet asemănători, astfel că ei nu pot urma o cale evolutivă identică. De asemenea, speciile succesive (*cronospeciile*) fac parte din aceeaşi linie şi totuşi sunt considerate specii diferite. În al doilea rând, deşi speciaţia se consideră că apare în urma evoluţiei diferite a populaţiilor din cadrul unei specii, acest concept nu spune nimic despre mecanismele care păstrează unitatea speciei sau, dimpotrivă, duc la evoluţia de noi specii. Mayr (1984) consideră că dificultatea de a stabili discontinuitatea dintre specii este cea mai importantă lipsă a conceptului de specie evolutivă.

În conformitate cu cel de al doilea criteriu, cel al schimbării morfologice (Fig. 167-B), exemplarele P_{2A}-P_{6A} prezintă foarte puţine schimbări faţă de condiţia ancestrală din P_1, astfel că P_1-P_{6A} pot fi plasate în una şi aceeaşi specie, (a). P_{2B} marchează începutul unei specii distincte, (b) (care este bineînţeles separată şi de P_{2A}). Între P_{2B} şi P_{4B} este o schimbare atât de mare încât ele nu se suprapun pe axa schimbării morfologiei. Dacă ele ar fi fost populaţii

contemporane, probabil că le-am fi recunoscut ca specii distincte. În consecință, limita dintre aceste specii ar trebui trasată undeva între P_{2B} și P_{4B}, fie deasupra, fie dedesubtul lui P_{3B}. Deoarece P_{3B} prezintă mai multe asemănări cu P_{2B} decât cu P_{4B}, limita dintre P_{2B} și P_{4B} va fi trasată între P_{3B} și P_{4B}, separându-se astfel specia (b) de (c). Aceste diviziuni din cadrul aceleiași linii evolutive se numesc *cronospecii* (= *specii succesive*), începutul fiecărei noi diviziuni marcând și terminarea diviziunii precedente adică *pseudoextincția* predecesorilor.

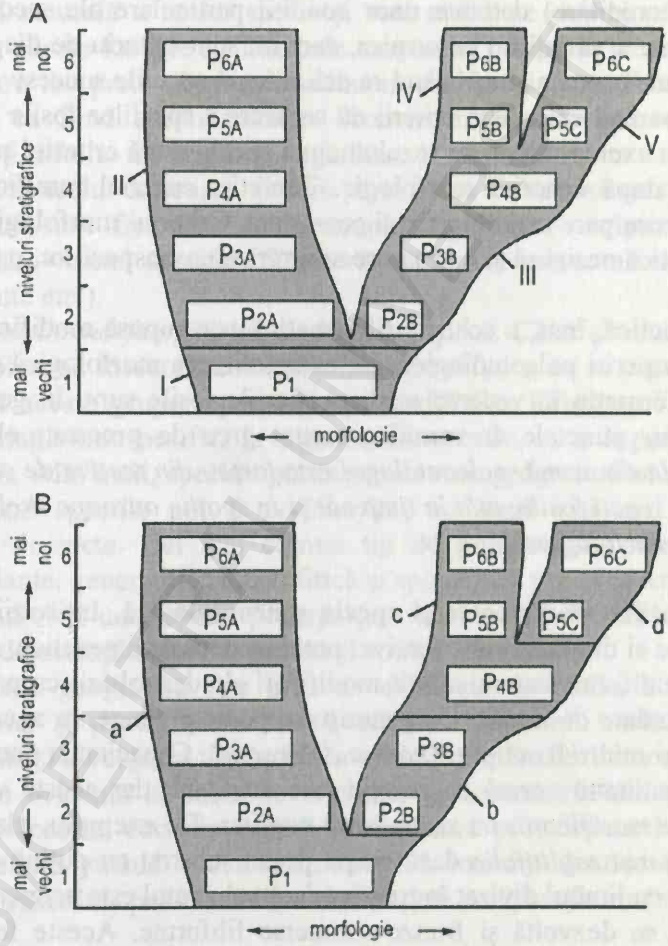


Fig. 167. Moduri de separare în specii a probelor de fosile prezentate în figura 166. A – conform cu criteriul ramificării; B – conform cu schimbările morfologice (după P. Skelton, 1994).

Cronospecia (c) este figurată ca începând între nivelurile 3 şi 4, ceea ce înseamnă că, aici, cronospecia (b) intră în pseudoextincție. P_{5B} şi P_{6B} se suprapun morfologic, în mare măsură, cu P_{4B}, şi ele pot fi incluse în specia (c), analog modului în care P_{2A} şi P_1 au fost unite în specia (a). P_{5C} marchează începutul unei noi specii, (d).

În practică, pentru a separa cronospeciile este necesar să se ia în considerare cât mai multe trăsături morfologice. Acest fapt este necesar nu doar pentru o mai bună delimitare a cronospeciilor, ci şi pentru a se evita variațiile fenotipice (neereditare) datorate unor condiții particulare ale mediului. Includerea în calcule a variațiilor fenotipice, care nu sunt criteriu de diagnoză, poate duce la rezultate eronate atunci când se delimitează speciile succesive.

Comparând cele două criterii de separare a speciilor fosile succesive se constată că, în exemplul dat, au rezultat cinci specii, după criteriul ramificării, şi patru specii, după criteriul morfologic. Teoretic, criteriul ramificării este de preferat deoarece pare mai obiectiv şi consistent. Criteriul morfologic, cu o semnificație genetică nesigură şi o separare arbitrară a cronospeciilor, pare mai puțin sigur.

În practică, însă, o schemă filogenetică este supusă modificărilor o dată cu noile descoperiri paleontologice, iar caracterizarea morfologică este cea mai accesibilă informație în vederea analizei. Seriile fosile sunt, în general, foarte incomplete, iar punctele de ramificare sunt greu de precizat; ele sunt doar deduse. *În cele din urmă, paleontologul este forțat, din motive de ordin practic, să delimiteze specii fosile, atât în timp cât şi în spațiu, aproape exclusiv pe baza caracterelor morfologice.*

Variațiile morfologice şi specia paleontologică. Indivizii unei specii pot diferi între ei din mai multe motive: prezintă deosebiri genetice, sunt în stadii de dezvoltare diferite sau au suferit modificări ale dezvoltării ca urmare a unor condiții particulare de mediu. Un genotip dat poate produce, în anumite condiții de mediu, mai multe fenotipuri (*norma de reacție*). Capacitatea unei specii de a manifesta o anumită normă de reacție este ereditară, dar aceste variații fenotipice, numite *modificații,* nu se transmit ereditar. De exemplu, planta acvatică actuală *Sagittaria sagittifolia* dacă crește pe un substrat cu puțină apă dezvoltă numai frunze cu limbul divizat în trei, iar dacă substratul este acoperit cu un strat gros de apă, se dezvoltă şi frunze submerse filiforme. Aceste fenotipuri noi datorate anumitor condiții de mediu au fost numite *ecofenotipuri.*

Ecofenotipuri. Speciile fosile, ca şi cele actuale, au putut avea indivizi care să manifeste anumite ecofenotipuri iar acest lucru poate crea o problemă în delimitarea speciilor. Smith şi Paul (1985) au interpretat schimbarea de formă a unui mic echinoid, *Discoides subucula*, dintr-o serie stratigrafică din Cretacicul

superior (sud-vestul Angliei), ca fiind un fenomen ecofenotipic şi nu unul evolutiv. S-a constatat că raportul înălţime/diametru al testului are o valoare ce scade (test turtit) sau creşte (test conic) la intervale succesive ce corespund unor schimbări în constituţia substratului. Formele conice aparţin faciesului argilos, în timp ce formele turtite, unui facies calcaros. Asemenea variaţii de formă a testului pot fi observate şi la unele echinoidee actuale.

Deficienţe de prelevare a probelor. Cu cât se cunosc mai multe exemplare dintr-o specie, fosilă sau actuală, cu atât ea este mai bine cunoscută variabilitatea naturală a acelei specii şi este mai bine delimitată de o specie înrudită. Din păcate fosilele sunt de cele mai multe ori foarte incomplete. Fosile disparate, care fac parte dintr-un continuum morfologic, pot fi considerate, în mod greşit, ca fiind specii diferite. Probele incomplete pot, de asemenea, cuprinde părţi diferite ale aceluiaşi organism, şi, neştiindu-se care este imaginea de ansamblu al acelui organism, fiecare parte poate fi descrisă ca specie diferită. Aceste cazuri sunt frecvente (de exemplu *Sigillaria* – tulpina cu scoarţă, *Lepidostrobus* – conul sporifer, *Stigmaria* – tulpina subterană, toate părţi ale aceleiaşi plante etc.).

Grupările morfologice din cadrul unei specii. Chiar şi atunci când probe mari şi complete au fost sortate statistic în grupe diferite, nu se poate întotdeauna considera că aceste grupe reprezintă specii diferite. Există trei moduri de a evidenţia variaţia intraspecifică la organismele actuale, ce ar fi putut exista şi la formele fosile. Mai întâi, speciile pot cuprinde rase geografice sau subspecii. În al doilea rând speciile pot fi *polimorfice*, cu două sau mai multe tipuri morfologice distincte. Cel mai comun tip de polimorfism este *dimorfismul sexual*. La plante, generaţiile gametofitică şi sporofitică pot avea aspecte diferite. În sfârşit, indivizii unei specii pot aparţine unor stadii de dezvoltare diferite morfologic (de exemplu larvele, pupele şi adulţii insectelor).

Variaţia geografică este greu de evidenţiat la fosile, aceasta fiind o problemă chiar şi pentru unele specii actuale. Sunt însă unele date privind variaţia clinală şi divergenţa alopatrică la unele forme fosile. Dimorfismul sexual a fost pus în evidenţă la unele nevertebrate ce secretă cochilii (foraminifere, amoniţi). La acestea, cochilia matură se formează prin depuneri succesive de material scheletic, putând fi recunoscute stadiile imature identice. La vertebrate, dimorfismul sexual se poate stabili mai ales prin comparaţia cu formele actuale înrudite.

Specia paleontologică. Din cele prezentate mai sus reiese că recunoaşterea speciei paleontologice se bazează pe mai multe aspecte ce privesc morfologia, cunoaşterea biostratigrafică a depozitului sedimentar fosilifer, şi relevanţa probelor. Identificarea unei specii paleontologice nu poate fi testabilă biologic şi poate conţine o serie de erori care vor fi remediate pe măsură ce

informațiile se înmulțesc. Nu este exclus și subiectivismul cercetătorului în a aprecia valoarea unor schimbări morfologice. Relativitatea criteriului morfologic se poate evidenția pregnant dacă ne referim, de exemplu, la variațiile morfologice ale unor specii actuale din cauza domesticirii (de exemplu câinele).

Date fiind cele arătate mai sus, în paleontologie genul este o unitate de referință mai sigură decât specia. Pe lângă dificultățile de ordin practic prezentate, specia paleontologică se identifică mai greu decât cea biologică, în viață, pentru că, spre deosebire de aceasta, specia paleontologică prezintă o variabilă suplimentară – variația ei în timp.

Moduri de evoluție

Studiile asupra proceselor evolutive, făcute în descendența a numeroase generații de organisme de laborator, au demonstrat rolul esențial al modificării frecvenței genelor în populație, ce determină caractere fenotipice esențiale în supraviețuire. Această modificare genetică nu reprezintă evoluția în sine (deseori se practică acest reducționism), dar constituie o premisă generatoare de polimorfism – variație ce poate fi orientată sau nu de selecția naturală în direcția speciației. Aceste constatări, prefigurate și de Darwin, au fost extrapolate la scară temporală mare, apreciindu-se că evoluția a urmat, probabil, în timpurile geologice, un model de transformare progresivă, gradată. Apariția de specii noi se poate produce pe două căi generale (Fig. 169): 1. prin evoluție filetică (anageneză) și 2. prin cladogeneză (evoluția divergentă).

Evoluția filetică, imaginată de Darwin, constă în transformarea graduală a unei specii ancestrale, rezultând o singură linie evolutivă în cadrul căreia se pot recunoaște specii succesive diferite (*paleospecii*) (Fig. 168). Comparativ cu evoluția divergentă, care reprezintă multiplicarea speciilor în spațiu și timp, evoluția filetică ar consta doar în multiplicarea speciilor în timp. În evoluția filetică, linia evolutivă începe cu o singură specie și se termină tot cu o singură specie, ca și cum aceeași specie s-ar transforma continuu și integral.

Deși delimitarea speciilor intermediare (specii succesive) constituie o problemă pentru sistematica paleontologică, cel puțin forma terminală este recunoscută ca specie distinctă față de cea ancestrală. Deoarece este greu de conceput formarea de noi specii fără izolare reproductivă (prin transformarea în bloc a unei specii în tot arealul său) este posibil ca specia născândă să coexiste cu specia parentală o anumită perioadă de timp, perioadă în care se consolidează mecanismele de izolare reproductivă. Prin dispariția timpurie a speciilor parentale dintr-o succesiune de speciații s-ar crea iluzia că există o transformare în bloc a unei singure specii, cu apariția de mai multe specii intermediare.

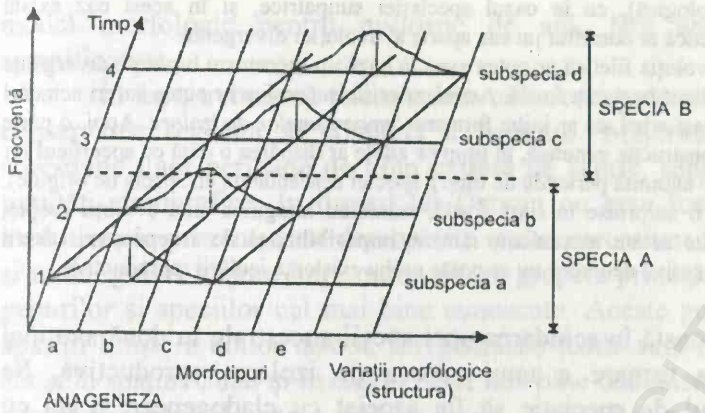


Fig. 168. Modelul evoluției filetice (anageneza) în care modificările de structură au loc gradual, în timpul duratei de existență a speciilor (după H. Tintant, 1972, în D. Grigorescu, 2003).

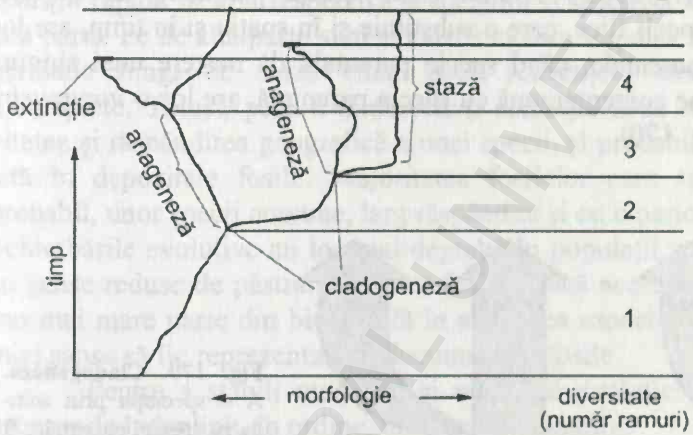


Fig. 169. Reprezentarea grafică a modurilor de evoluție în funcție de schimbările de morfologie și diversitate (bazat pe P. Sheldon și P. Skelton 1994).

Teoria *evoluției filetice* a fost fundamentată de Simpson (1944, 1953, 1984), care a încercat să delimiteze cele două moduri fundamentale de evoluție: evoluția fără divizarea liniei filogenetice, și evoluția cu divizarea liniei filogenetice. În prezent, evoluția filetică constituie încă o problemă a evoluționismului deoarece presupune două fenomene greu de dovedit: 1. transformarea integrală a speciei în altă specie, și 2. imposibilitatea identificării mecanismelor de izolare reproductivă. Având în vedere larga distribuție spațială a celor mai multe specii actuale, care sunt separate, în general, în populații ce comunică greu între ele, este puțin probabil ca toate aceste populații să suporte o transformare gradată unidirecțională. Speciile izolate, unipopulaționale, susceptibile de evoluție filetică, nu par a avea un rol major în creșterea diversității taxonomice. Cel mai adesea s-au admis „segmente" de evoluție filetică în cadrul unor linii adaptative. Nu este exclus ca evoluția filetică să reprezinte *idealizarea unei transformări unidirecționale* a unei populații, la scară temporală mare, și documentele fosile să ne sugereze un filetism aparent (*pseudofiletism*). În acest caz, este posibil ca majoritatea cazurilor de filetism să reprezinte un pseudofiletism. Speciația simpatrică și divergența bazată pe caractere nonmorfologice ar putea masca mecanismul evoluției divergente la scară temporală mare, sugerând un filetism aparent. În natură este posibil ca în cadrul unei populații să apară mecanisme

de izolare nonspațială (ecologică), ca în cazul speciației simpatrice, și în acest caz există *divergență*, deci evoluția filetică ar constitui un caz aparte al evoluției divergente.

Pe de altă parte, evoluția filetică ar putea avea la bază un mecanism bazat pe divergență dar care să nu poată fi exprimat în starea fosilă. Astfel, speciile succesive ar putea suferi scindări de populații în cadrul aceluiași areal, ce ar iniția formarea *mecanismelor de izolare*. Apoi, o parte din populații ar suferi o reconstrucție genetică, în timp ce altele ar dispărea o dată cu specificul lor genetic (coexistența pentru o anumită perioadă de timp a speciei descendente cu specia de origine). Aceste evenimente nu pot fi surprinse în stare fosilă, rezultând imaginea unei evoluții drepte, neramificate. Chiar acceptate aceste mecanisme rămâne imposibilitatea de a separa pe criterii biologice, reale, speciile succesive deoarece nu se poate proba existența izolării reproductive.

Cladogeneza constă în scindarea unei specii ancestrale în două sau mai multe specii fiice, ca urmare a unui proces de izolare reproductivă. Se obișnuiește ca termenul de speciație să fie asociat cu cladogeneza și nu cu evoluția filetică (Mayr, 2001). Atunci când specia parentală dă naștere, concomitent, la două specii fiice, care o substituie și în spațiu și în timp, are loc o *scindare* a speciei parentale; când specia parentală dă naștere unei singure specii fiice, care rămâne contemporană cu specia parentală, are loc o *înmugurire* a speciei parentale (Fig. 170).

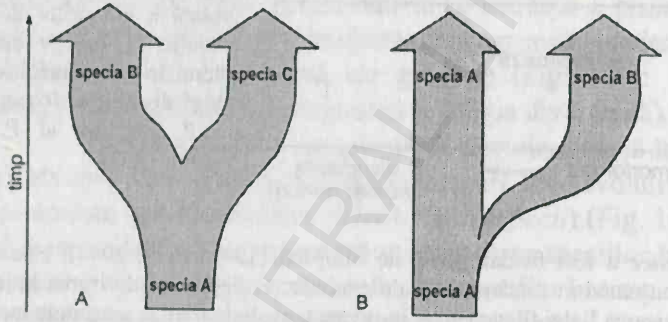


Fig. 170. Cladogeneza. A – speciația prin scindarea speciei parentale; B – speciația prin înmugurirea speciei parentale.

În contrast cu concepția evoluției graduale, o serie de autori (Eldredge și Gould, 1972; Gould și Eldredge, 1977; Gould și Lewontin, 1979; Eldredge și Cracraft, 1980; Eldredge, 1984, 1985; Stanley, 1975, 1981, 1982; Eldredge și Stanley, 1984; Gould, 1980, 1982; Gould și Vrba, 1982) consideră că transformările evolutive nu se produc gradual și lent, ci printr-o alternanță de episoade de transformări rapide, explozive, urmate de perioade de stază, când speciile nou apărute suferă transformări minore, în lungi perioade de timp. La această concepție, numită „teoria echilibrului punctat" (sau întrerupt) (Fig. 171) au aderat numeroși paleontologi, pentru a putea explica lipsa formelor intermediare din depozitele fosilifere bine studiate. Majoritatea speciilor par a conserva un

model morfologic pentru milioane de ani, fără apariția unor schimbări semnificative.

În fapt, trebuie să ținem seama că rareori procesele geologice au permis conservarea regulată și continuă a fosilelor. Majoritatea stratelor fosilifere corespund unor perioade de timp extrem de scurte, separate prin mari discontinuități stratigrafice. În timpul lui Darwin nu erau încă descoperite secvențe evolutive; în prezent, sunt descoperite multe succesiuni fosilifere, dar au rămas și multe goluri majore între multe dintre grupele principale, și între majoritatea genurilor și speciilor cel mai bine cunoscute. Aceste goluri dau impresia unei apariții bruște a noilor taxoni. Înregistrările fosile sunt incomplete atât în timp cât și în spațiu. Chiar și în cadrul celor mai bine documentate depozite fosilifere, speciile și genurile par a apărea brusc. Acest fapt poate fi explicat fie prin apariția rapidă în aria respectivă a speciilor respective, dar și prin migrația din altă parte. Pe de altă parte sunt și cazuri în care se poate demonstra că au existat perioade lungi de stază chiar dacă secvențele stratigrafice sunt relativ incomplete. Totuși, pare a fi obiectivă corelația între nivelul numeric, longevitatea și răspândirea geografică a unei specii, și probabilitatea de a fi reprezentată în depozitele fosile. Majoritatea fosilelor care sunt cunoscute aparțin, probabil, unor specii comune, larg răspândite și cu o perioadă lungă de existență. Schimbările evolutive au loc mai degrabă în populații izolate geografic și mici, cu șanse reduse de păstrare în stare fosilă. Dacă acest lucru este valabil, atunci cea mai mare parte din biota utilă în stabilirea modelului evolutiv are cele mai mici șanse să fie reprezentată în documentele fosile.

Pentru a stabili modelele și ratele de evoluție la nivel de specie este necesar de îndeplinit, în ordine, următoarele condiții:

1. Secvențele sedimentare trebuie să fie relativ continue, cu discontinuități nu mai mari de 10000 – 20000 de ani.

2. Secvența sedimentară trebuie să fie relativ lungă, probabil de peste 100000 de ani.

3. Secvența trebuie să fie datată corect, cel mai bine prin metode radiometrice.

4. Dacă se încearcă să se stabilească schimbările din cadrul unei specii, atunci întregul șir de specii trebuie să fie reprezentat. Acesta poate fi stabilit numai dacă atât specia ancestrală cât și speciile descendente sunt cunoscute în aceeași arie geografică.

5. Distribuția geografică a speciilor trebuie, de asemenea, cunoscută cu o anumită certitudine.

6. Ideal ar fi să se cunoască o proporție semnificativă din părțile scheletice.

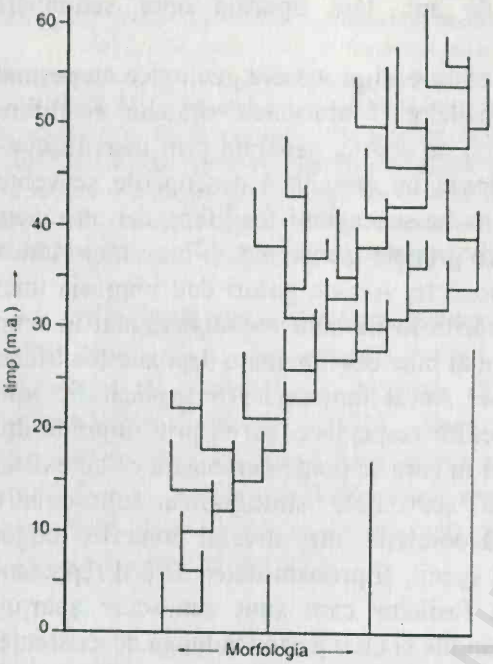


Fig. 171. Modelul evoluției conform teoriei echilibrului punctat, în care durata unei specii este caracterizată prin stază; speciația, asociată cu schimbările morfologice, are loc rapid (după Stanley, 1979).

Nu este un fapt surprinzător că aceste condiții nu sunt îndeplinite, concomitent, aproape niciodată.

Dovezi aduse de fosile. Au fost efectuate, în ultimii ani, o serie de studii pentru a se stabili dacă apar sau nu schimbări semnificative în cazul speciilor fosile. Rightmire (1981) conchide că nu a existat aproape nici o schimbare în mărimea cutiei craniene la specia *Homo erectus*, pe când Cronin și colaboratorii săi (1981) consideră că de la *Australopithecus* la *Homo sapiens* au existat schimbări progresive. Wolpoff (1984) a întreprins un studiu asupra lui *Homo erectus*. Din analiza a 13 caractere ale craniului și fălcii inferioare, el a conchis că acestea prezintă o schimbare graduală și progresivă care leagă pe *Homo habilis* de *Homo sapiens*. Maglio (1973) a demonstrat că la genul *Elephas* s-au înregistrat schimbări progresive continue timp de 4,5 milioane de ani.

Studiul cel mai detaliat și profund destinat să testeze modelul echilibrului punctat la vertebratele fosile a fost realizat de Gingerich (1976) asupra unor genuri de condylarthre (*Hyopsodus, Haplomylus* și *Pelycodus*) din Eocenul inferior (nord-vestul statului Wyoming). Studiul a vizat un depozit de 1500 m grosime de sedimente fluviale, format în aproximativ 3,5 milioane ani. Analiza morfometrică a molarilor susține atât evoluția filetică, cât și cladogeneza după modelul evoluției graduale (cu speciații alopatrice, simpatrice). Unele apariții bruște pot fi datorate imigrării în areal.

Alte cercetări, care au pus în evidență transformări progresive, graduale, ale speciilor și genurilor, au fost făcute de Hürzeler (1962 – lagomorfe din Neozoicul mediu), Maglio (1973 – elefantide), Chaline și Laurin (1986 – rozătoare din Plio-Pleistocen), Fahlbusch (1983 – rozătoare din Miocen), Harris și White (1979, suide africane din Plio-Pleistocen), Rose și Brown (1984 –

primate din Eocen), MacFadden (1985 – hiparioni), Krishtalka şi Stucky (1985 – artiodactile primitive din Eocen).

Toate aceste studii confirmă modelul darwinist al evoluţiei graduale şi nu susţin ipotezele aşa-zisei „teorii a echilibrului punctat".

Viteza de evoluţie

Pentru majoritatea speciilor, stabilirea ratei schimbărilor morfologice nu este posibilă pe baza informaţiilor oferite de fosile. Goulg, Eldredge şi Stanley au încercat să determine ratele de transformare pe baza datelor publicate cu privire la longevitatea genurilor şi speciilor. S-a calculat o longevitate medie a speciilor de mamifere neozoice de 2 până la 3 milioane de ani, iar pentru genuri, o longevitate medie de 8 milioane de ani. Stanleny consideră că recunoaşterea genurilor şi a speciilor depinde de stabilitatea lor morfologică în timp. Dacă genurile şi speciile nu suferă modificări în timpul perioadei lor de longevitate, atunci evoluţia se poate produce numai în scurte intervale de timp, neînregistrate în documentele fosile.

Această interpretare a datelor pare a demonstra „teoria echilibrului punctat". De fapt, ea reflectă doar nişte reguli convenţionale de clasificare.

Toate fosilele identificabile trebuie plasate într-o specie sau alta. Nu există vreo cale formală care să indice poziţia exemplarelor intermediare între reprezentanţii „tipici" a două specii înrudite. Ca urmare, sistemul de clasificare nu poate reflecta schimbările evolutive graduale. Cu alte cuvinte, nu se poate demonstra un model evolutiv utilizând unităţi taxonomice. Este de înţeles de ce mulţi autori găsesc un model „punctat" al evoluţiei.

În concluzie, ratele schimbării morfologice nu pot fi estimate pe baza longevităţii stabilite a genurilor şi speciilor. Rata schimbării morfologice ar putea fi stabilită numai pe baza unui studiu detaliat al unei secvenţe fosile neobişnuit de completă. Există dovezi considerabile, date de unele mamifere terţiare, care arată că schimbări importante identificabile pot apărea pe durata existenţei unei specii; aceste schimbări pot fi legate de apariţia a noi specii şi genuri.

O altă eroare care se face în legătură cu modelul şi viteza de evoluţie este aceea că schimbările graduale trebuie să fie foarte lente şi cu o rată constantă. Nici la populaţiile actuale, nici la speciile fosile, rata schimbărilor nu urmează un anumit model stereotip. Una dintre cele mai evidente caracteristici, demonstrată la materialul fosil, este că rata schimbării evolutive este extrem de neregulată la toate nivelurile taxonomice. Simpson (1944) a introdus termenii de *braditelie*, *horotelie* şi *tahitelie*, referitor la rate de evoluţie scăzute, medii

respectiv ridicate (Fig. 172); el a elaborat conceptul de *evoluție quantum* pentru schimbările extrem de rapide realizate între o zonă adaptativă și alta.

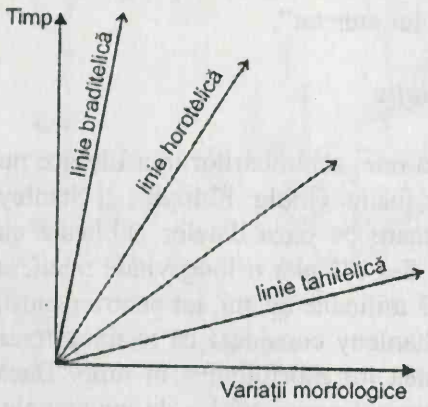


Fig. 172. Ritmuri diferite ale schimbărilor morfologice în cadrul liniilor de evoluție a speciilor (după C. Pomerol și colab., 1987, în D. Grigorescu, 2003).

Caracterele care definesc o specie pot evolua cu rate diferite, în același timp. De aceea, o specie poate prezenta atât caractere primitive cât și evoluate, la un moment dat al evoluției ei (ceea ce s-a numit *structura în mozaic a speciei*). La vertebrate, de exemplu, ratele schimbărilor evolutive sunt diferite pentru trăsături craniene, dentiție și aparat locomotor, la diferite linii, și în timpuri diferite la aceeași linie evolutivă. Ratele schimbării evolutive au un caracter *neregulat* și *circumstanțial*, și acesta oferă, într-o măsură mai mare sau mai mică, imaginea de continuu (gradual) sau discontinuu (punctat) a evoluției.

Măsura cantitativă a ratelor de evoluție. Pentru măsurarea schimbării evolutive Haldane (1949) a stabilit o unitate de măsură numită *darwin*. Un *darwin* reprezintă o creștere proporțională a schimbării unei variabile lineare prin factorul *e* per un milion de ani, în care *e* este baza logaritmilor naturali și are valoarea de 2,718. Scara logaritmică este adecvată deoarece interesează schimbarea proporțională, nu cea absolută.

Se poate calcula o rată evolutivă în darwini pentru o variabilă lineară după formula: (lnx2-lnx1/(t2-t1), în care x1 și x2 sunt valorile medii pentru variabila măsurată la doi timpi succesivi, t1 și t2.

S-a constatat că ratele de evoluție calculate diferă în timp în mod semnificativ (Gingerich, 1983). O rată de aproximativ 0,1 *darwini* este atribuită vertebratelor fosile pentru o perioadă de aproximativ 1 milion de ani. Valoarea ratelor calculate crește cu cât ne apropiem de timpul actual; de exemplu măsurarea schimbării evolutive în timpul Pleistocenului este de 4 *d* iar pentru timpurile istorice de 400 *d* (la această rată un șoarece ar putea da naștere unui elefant în 10000 de ani). Aceste valori nu sunt realiste dar ele demonstrează potențialul genetic pentru schimbări rapide; valorile lor atât de mult diferite rezultă din stabilirea unei valori medii a factorilor pentru perioade lungi de evoluție.

La speciile actuale, frecvența caracterelor polimorfice alternative se poate schimba radical în timpul unui singur sezon ca rezultat al schimbărilor de mediu. Dacă se face o medie pentru mai mulți ani, frecvențele rămân, în esență, constante. Schimbarea taliei este comună la numeroase grupe și ea poate fi rapidă pentru perioade de timp scurte, dar ea va apărea mult mai înceată dacă se calculează media pentru creșterile și descreșterile periodice, din perioade lungi de timp. Un caracter structural particular, precum astragalul perisodactilelor, poate suferi schimbări considerabile într-o perioadă de 5 milioane de ani, și apoi să rămână, în esență, neschimbat pentru

55 de milioane de ani. Rata de schimbare va apărea mult mai scăzută dacă este măsurată pentru întreg intervalul de timp al unui ordin.

O problemă existentă în aprecierea ratelor de evoluție este măsurarea diferențiată a aceluiași proces. Astfel, ceea ce ar apărea ca schimbare gradată unui biolog care lucrează cu populații actuale ar putea apărea unui paleontolog ca o schimbare apărută instantaneu, ce nu a putut fi înregistrată în secvențele fosile. De exemplu, toate schimbările apărute ca rezultat al domesticirii plantelor și animalelor de către om în timpurile istorice s-au realizat într-un timp prea scurt pentru ca acestea să fie înregistrate în depozitele sedimentare.

Pe de altă parte, aproape toate ratele de evoluție au fost stabilite pe baza unui număr mic de caractere, și nu pot fi reprezentative pentru întregul organism. Dovezile moleculare arată că numai o mică parte din genom este responsabilă de schimbările anatomice. Acest lucru este dovedit de cercetările de biologie moleculară, care arată că secvența aminoacizilor la 12 proteine diferite de la cimpanzeu și om diferă numai cu 1 procent.

Aspectele principale ale macroevoluției

O privire de ansamblu asupra evoluției taxonilor supraspecifici (*macroevoluția*) relevă cel puțin trei aspecte diferite ale macroevoluției: originea și radiația grupelor sistematice principale; apariția de noi structuri sau procese fiziologice; schimbări adaptative majore.

Microevoluția și macroevoluția. Majoritatea evoluționiștilor actuali consideră că nu există o diferență de esență sau mecanism între microevoluție și macroevoluție. Mayr (2001) arată că „toate procesele microevolutive au loc în populații și în genotipurile individuale, fiind astfel simultan și procese macroevolutive". Cei care consideră (începând cu Goldschmidt, 1940 și continuând cu adepții „teoriei echilibrului punctat") că macroevoluția este un proces calitativ deosebit de microevoluție admit existența unor mecanisme speciale care duc la apariția speciilor fondatoare de macrotaxoni. Fără a intra aici în detalii se poate spune că ceea ce poate diferenția evoluția și diversificarea taxonomică a două grupe taxonomice diferite este *gradul diferit de probabilitate* a producerii speciației sau extincției datorat *constrângerilor structurale și de mediu,* diferite. Din acest punct de vedere se poate spune că unele grupe au șanse mai mari să producă radiații adaptative, deci taxoni superiori (= macroevoluție) decât alte grupe sistematice superioare.

Originea și radiația grupelor sistematice principale

Unul dintre aspectele principale ale evoluției taxonilor superiori îl constituie marile radiații adaptative. Prin speciație, în procesul adaptării, apar mereu specii noi, în timp ce altele dispar. Paleontologul american Henri F. Osborn (1857-1935) a definit așa numita „lege a radiației adaptative" conform căreia descendenții unei specii ancestrale, dacă pătrund în medii de viață diferite, pot da naștere la linii evolutive ce pot alcătui taxoni superiori (ordine, clase etc.). Referindu-se la mamifere, Osborn considera că, cu cât este mai vastă regiunea, și cu cât sunt mai variate condițiile de existență, cu atât mai mare va fi diversitatea acestora. La originea unei radiații adaptative stă, în general, o specie

nespecializată, ale cărei organe şi funcţii nu sunt strict legate de anumite condiţii particulare şi restrictive de mediu. Această condiţie este cunoscută ca „legea evoluţiei din nespecializat" formulată de paleontologul american Edmund Cope (1840-1898).

În anumite perioade ale evoluţiei se constată producerea unor mari diversificări de linii evolutive (caracterul episodic al radiaţiilor adaptative). De exemplu la începutul Mesozoicului s-au diferenţiat mult reptilele iar la începutul Neozoicului un proces asemănător l-au înregistrat mamiferele. Aceste diversificări, sau radiaţii adaptative majore, sunt remarcabile nu atât în ceea ce priveşte numărul de linii şi de specii componente, cât mai ales în privinţa vitezei ridicate cu care se lansează. Radiaţii adaptative ample au fost cele ale amniotelor, păsărilor, mamiferelor în general, şi cele ale ungulatelor. Radiaţia adaptativă cel mai bine documentată este cea a ungulatelor de la sfârşitul Cretacicului şi începutul Paleocenului, când aproximativ 16 ordine s-au diferenţiat în numai 2-3 milioane de ani, dintr-o singură familie de condilarthre (Van Valen, 1978). De asemenea, s-a constatat că 78% dintre ordinele actuale de mamifere placentare îşi trag originea dintr-un interval de numai 20 m.a., –65 – 45 m.a. (ceea ce înseamnă sfârşitul Cretacicului – mijlocul Eocenului).

Marile radiaţii adaptative au la origine aceleaşi procese microevolutive care intervin în producerea oricărei speciaţii. Faptul că nu oricând şi nu oriunde evoluţia iniţiază mari radiaţii adaptative ţine de circumstanţele de moment ale evoluţiei speciilor (a se vedea comentariul de mai sus privind micro- şi macroevoluţia).

Fazele radiaţiei adaptative. Schindewolf (1950) consideră că radiaţia adaptativă se desfăşoară pe parcursul a trei faze succesive: *tipogeneza*, *tipostaza* şi *tipoliza*. Faza iniţială (tipogeneza) este *faza de geneză şi diversificare* a variaţiilor evolutive; este o etapă scurtă în care are loc diferenţierea taxonomică şi expansiunea geografică, în condiţiile unei competiţii reduse. Faza de mijloc (tipostaza) este o *fază de stabilitate* a transformărilor evolutive, lungă în timp, şi caracterizată prin schimbări evolutive minore; nivelul competiţiei interspecifice este în creştere. A treia şi ultima fază a unei radiaţii adaptative este marcată de apariţia formelor *supraspecializate,* şi de creştere a numărului de *extincţii* (tipoliza), în condiţiile unei competiţii ridicate.

Supraspecializarea este procesul care caracterizează ultima parte din evoluţia unei linii adaptative. Dacă la început se consolidează diferenţele dintre liniile evolutive, ulterior se realizează „înalta adaptare" la condiţii particulare de mediu, adică supraspecializarea. Atât timp cât condiţiile de mediu sunt stabile, supraspecializarea constituie un succes al evoluţiei. În momentul în care mediul se schimbă, şi acest lucru se poate face şi rapid, supraspecializarea devine principala cauză a extincţiei. În a treia etapă, şi ultima, din evoluţia unei ramuri

adaptative, nivelul competiției crește, fapt care duce la o supraspecializare și mai mare.

Extincțiile masive ale mai multor ramuri evolutive supraspecializate, în condițiile unor modificări globale în mediul abiotic și biotic, eliberează numeroase nișe care, în scurt timp, vor fi ocupate prin specializări asemănătoare de alte grupe. Acest proces se exprimă, la scara evoluției, prin marile *înlocuiri de floră și de faună* (așa numitele *revoluții* floristice și faunistice). Astfel, declinul nautililor a fost urmat de înflorirea amoniților, declinul reptilelor synapside de dezvoltarea dinosaurilor, stegocefalii au fost înlocuiți cu reptile, reptilele mesozoice cu mamifere, perisodactilele cu artiodactile etc. (a se vedea și comentariul din vol. I, pg. 40 și Fig. 11).

Factorii radiației adaptative

Factorii de bază ai radiației adaptative sunt cei ai speciației și anume factorii generatori de variabilitate plus selecția naturală. Din perspectiva macroevoluției interesează factorii care au stat la baza inițierii marilor radiații adaptative, ce au dat nota caracteristică evoluției vieții în diferite timpuri geologice. Acești factori au determinat diversificări rapide și ample, în descendență, ale speciilor derivate dintr-un strămoș unic.

Considerăm două categorii esențiale de factori ai marilor radiații adaptative: 1. nivelul scăzut al competiției, și 2. prezența de structuri preadaptative. Acești factori nu au acționat complet independent unul de altul dar au constituit, în diferitele cazuri de radiație adaptativă, elementul cauzal principal.

1. Nivelul scăzut al competiției. Speciile unui ecosistem se află, în general într-o competiție constantă pentru îndeplinirea funcțiilor vitale: nutriția și reproducerea. Poziția speciei în cadrul biocenozei a fost definită prin termenul de *nișă ecologică.* Atunci când între speciile unei biocenoze nu există o competiție strânsă pentru sursele de trai, singurii factori care pot limita sau stimula structura și răspândirea unei specii sunt cei abiotici. În această ultimă situație, o specie are mai multe șanse să supraviețuiască decât în cazul unei concurențe intense inter- și intraspecifice. Mai mult, nivelul scăzut al competiției poate duce la transmiterea în descendență a unui spectru mai mare de trăsături și, într-un timp relativ scurt, acestea pot sta la originea mai multor linii de evoluție.

Evoluția în condiții de slabă competiție poate avea loc în două situații: a. la pătrunderea în noi zone adaptative, și b. după o extincție în masă.

a. Pătrunderea în noi zone adaptative. Noțiunea de *zonă adaptativă* (Simpson, 1944, 1953, 1984) se referă la totalitatea condițiilor eco-geografice dintr-un mediu care pot determina o discontinuitate adaptativă în cadrul unei populații. O zonă adaptativă nouă este un mediu în care pătrunde o populație, și

care nu conține competitori sau, dacă aceştia există, să nu impună o competiție puternică. În acest nou mediu populația trebuie să prezinte însuşiri preadaptative.

Adaptarea la medii noi şi vaste, fără competitori pentru aceleaşi cerințe vitale se realizează printr-o selecție disruptivă. Acest lucru s-a întâmplat la sfârşitul Paleozoicului şi începutul Mesozoicului când înaintea tetrapodelor amniote, nou apărute, se desfăşurau vaste întinderi continentale cu numeroase habitate neocupate de nici un vertebrat. Ocuparea acestor imense spații s-a realizat fără o competiție intensă, fiind „loc pentru toată lumea". Aceste circumstanțe explică, pe de o parte, marea radiație adaptativă a reptilelor, care în Mezozoic ocupau toate mediile de viață, iar pe de altă parte, apariția multor structuri mai puțin funcționale sau chiar aberante. Gigantismul, creierul excesiv de mic în comparație cu talia corpului, marea diversitate morfologică constituie supraspecializări apărute în urma unei evoluții de cucerire de noi medii în condițiile unei competiții reduse.

Acelaşi lucru s-a produs la sfârşitul Mesozoicului în cazul mamiferelor, care au avut oportunitatea de a ocupa în timp scurt şi cu competiție foarte redusă diversele habitate eliberate de reptile. Rezultatul a fost, ca şi în cazul reptilelor, apariția, în prima etapă a acestui proces radiativ, a numeroase structuri cu potențial competitiv redus. Ulterior, pe măsură ce se intensifică competiția între specii, numeroase forme sunt eliminate prin selecție naturală, iar în cadrul liniilor evolutive se constată o anumită specializare şi tipizare adică selecția unidirecțională a acelor tipuri care, indiferent de origine, sunt cele mai funcționale într-un anumit mediu.

Schimbări în cadrul aceleiaşi zone adaptative. La trecerea într-o nouă zonă adaptativă populațiile sunt supuse unei selecții disruptive puternice, care are ca rezultat conturarea unui nou complex de fenotipuri şi, implicit, genotipuri ce vor sta la baza unei noi linii de evoluție. Există, însă, şi schimbări structurale importante care se produc progresiv, timp îndelungat, în cadrul unei anumite zone adaptative. Astfel, apariția amfibienilor şi a reptilelor a presupus schimbări în structura craniului, incluzând cutia craniană, falca inferioară şi urechea medie. O asemenea secvență de schimbări se poate explica prin acțiunea unei selecții direcționale asociată cu perfecționarea auzului şi masticației. Selecția unidirecțională presupune un nivel al competiției mai ridicat decât în cazul selecției disruptive; totodată, în procesul adaptării la noi medii de viață, selecția disruptivă precede selecția unidirecțională.

De asemenea, schimbările care au culminat cu apariția mamiferelor moderne s-au succedat, în cadrul zonelor adaptative respective, într-o perioadă de circa 100 de milioane de ani. O secvență progresivă asemănătoare poate fi dată de evoluția peştilor neopterigieni mezozoici, evoluție ce a precedat marea radiație adaptativă a teleosteenilor, în Cretacicul superior. Toate aceste

schimbări structurale nu sunt asociate cu schimbări adaptative majore; ele au constituit însă o bază de plecare pentru diversificări taxonomice ulterioare.

Un aspect particular al selecțiilor unidirecționale din cadrul marilor radiații adaptative îl constituie apariția structurilor convergente sau echivalente la grupe cu origine îndepărtată. De exemplu, „tipul canid" a apărut și la placentare (canide, hienide) și la marsupiale (borhyaenide), „tipul rinoceroid" – în mai multe linii de ungulate (rinoceri, brontotheri, dinocerate, embrithopode), „tipul de rozător" – la mai multe linii de mamifere de talie mică (multituberculate, rozătoare, anagalide, lagomorfe) etc. Convergența și formele sale este discutată, mai departe, într-un subcapitol special (pg. 354).

b. Radiația adaptativă după o extincție în masă. Extincțiile în masă lasă în urmă modificări semnificative în mediul abiotic și biotic. Organismele care supraviețuiesc unui asemenea eveniment sunt puse într-o situație asemănătoare celor care pătrund într-o nouă zonă adaptativă. Pare tot mai evident, de exemplu, că marea radiație a mamiferelor la începutul Neozoicului a fost favorizată de eliminarea brutală, în urma unui impact cosmic major, a reptilelor terestre dominante (dinosaurii) din mediile terestre.

2. Prezența de structuri preadaptative. O structură care poate adopta o funcție nouă se consideră că este o structură *preadaptată*. Structurile preadaptative sunt foarte importante în procesul de inițiere a radiațiilor adaptative deoarece ele stau la baza *schimbării funcțiilor* organelor.

Preadaptarea se referă la orice caracteristică anatomică sau fiziologică utilă într-un mediu, dar potențial utilă și în alt mediu. De exemplu, dacă peștii nu ar fi prezentat respirația pulmonară ca structură preadaptativă, pe când se diversificau încă în mediile acvatice, ei nu ar fi putut cuceri niciodată mediul de uscat. Ca regulă generală, organele indispensabile într-un anume mediu de viață nu apar dintr-o dată sau ulterior pătrunderii în acel mediu ci sunt structuri preadaptative *preexistente*, mai puțin dezvoltate. În cazul marilor radiații adaptative, cucerirea de spații noi la un nivel scăzut al competiției necesită și existența unor structuri preadaptative.

Structurile preadaptate sunt capabile să îndeplinească mai multe funcții din care una este de bază. Darwin a arătat că unul și același organ îndeplinește în același timp funcții cu totul diferite. Astfel, la unele animale tubul digestiv îndeplinește funcție respiratorie, digestivă și excretoare. Selecția naturală va putea specializa organismul, dacă va fi util acestuia, în direcția dezvoltării unei singure funcții. Acest fapt constituie „calea de trecere" spre alte organizări.

Un alt mijloc de trecere spre alte structuri, arătat de Darwin, este acela că două organe diferite pot îndeplini în același timp, la același individ, aceeași funcție. De exemplu, la peștii dipnoi funcționează în același timp două feluri de organe respiratorii: branhiile și plămânii.

Structurile preadaptative îşi pot schimba funcţia de bază foarte rapid, stând la originea unor mari radiaţii adaptative. În cazul prezentat mai sus, plămânii peştilor au constituit organe preadaptative în procesul trecerii la viaţa pe uscat; pe uscat, plămânii şi-au păstrat funcţia respiratorie pe care o aveau, şi au intensificat-o în continuare.

La echinoderme, picioarele ambulacrare pot îndeplini, prin specializare, funcţii de bază diferite. Astfel, la unele echinoidee, picioarele ambulacrare îşi pierd funcţia locomotoare şi se specializează pentru funcţia respiratorie. La holothuroidee, picioarele ambulacrare din jurul gurii se hiperdezvoltă dând naştere „tentaculelor" cu rol în hrănire; la crinoidee picioarele ambulacrare au numai rol senzitiv (tentacule). De asemenea, la crinoidee se observă o transformare considerabilă a funcţiilor braţelor o dată cu trecerea de la modul de viaţă fixat la modul de viaţă liber. Astfel, comatulidele folosesc braţele la „zborul" acvatic. Aceste „valenţe adaptative" cu importanţă în evoluţie constituie capacitatea preadaptativă a organelor respective.

În cazul insectelor, aripile se pare că au fost la origine nişte expansiuni paranotale, cu rol în echilibru şi în captarea energiei solare. Dezvoltarea lor pentru aceste funcţii s-a dovedit, la un moment dat, utilă pentru un nou mod de locomoţie – zborul. Aşa se poate explica apariţia unor structuri foarte specializate în condiţiile absenţei formelor adaptative intermediare pentru acea structură.

La fel stau lucrurile şi în cazul adaptării la zbor a păsărilor. Dacă ar fi existat de la început o selecţie pentru zbor a unor aripi rudimentare, atunci se pune întrebarea cum au apărut prin selecţie acele aripi rudimentare dacă ele nu erau iniţial capabile de zbor? Răspunsul este dat de *posibilitatea schimbării funcţiei de bază a structurilor preadaptate*. Aripa păsării conţine două inovaţii structurale esenţiale: proporţia elementelor scheletice şi penele. Primul element preadaptativ, scheletul, s-a transformat (s-au alungit părţile distale) nu pentru zbor ci pentru echilibrarea corpului în timpul salturilor de atac-apărare ale micilor dinosauri prădători. Al doilea element preadaptativ, penele, nu a apărut pentru zbor ci în vederea menţinerii unei temperaturi constante a corpului (homeotermia). Dezvoltarea conjugată a acestor trăsături în aceste direcţii a permis ca, la un moment dat, circumstanţele să favorizeze aceste trăsături într-o direcţie cu totul nouă – locomoţia prin zbor. Ajunsă în acest stadiu, protoaripa intră sub acţiunea selecţiei în vederea zborului (a se vedea şi comentariile din vol. II, pg. 286-288, pentru insecte, şi vol III, pg. 276-278, pentru păsări).

În cazul ungulatelor, care au realizat o amplă radiaţie adaptativă în Paleogen, structura de bază a membrului pentadactil şi ungulat a constituit o trăsătură esenţială preexistentă, capabilă să se modifice în funcţie de nevoile locomotorii din diverse habitate.

În lipsa structurilor preadaptative, speciile respective s-ar confrunta cu limite interne privind capacitatea de adaptare şi evoluţie.

Căile radiaţiei adaptative

Sunt două căi principale ce caracterizează apariţia noutăţilor evolutive din cadrul radiaţiilor adaptative (Mayr, 1960, 2001): *intensificarea funcţiei* şi *schimbarea funcţiei.*

Intensificarea funcţiei este calea prin care descendenţii se deosebesc de strămoşii lor numai cantitativ (dimensiuni mai mari, colorit mai intens, locomoţie mai rapidă). Membrele mamiferelor, adaptate în mod primar la mers, s-au specializat la alergat în viteză mare. Animalele de talie mică au dat naştere la forme de talie mare. Prin intensificarea funcţiei fotoreceptoare ale anumitor regiuni epidermice au apărut ochii, care s-au dezvoltat în seria animală, independent, de cel puţin 40 de ori (Mayr, 2001). Factorii care au dus la intensificarea funcţiei sunt cei selectivi pentru un anume habitat sau mod de viaţă. Intensificarea funcţiei, fiind o transformare cantitativă, se produce mai ales în cadrul unei linii adaptative deja individualizate (de exemplu radiaţia ungulatelor), în perioada ei de stabilitate (tipostază), după cum a fost definită de Schindewolf.

Schimbarea funcţiei este calea ce stă la baza celor mai mari radiaţii adaptative. Ea reprezintă un salt calitativ în plan evolutiv şi poată fi asociată cu schimbarea mediului şi a modului de viaţă, precum şi cu existenţa structurilor preadaptative (a se vedea comentariul legat de preadaptare).

Constrângeri ale evoluţiei

Este stabilit, de teoria darwinistă, că apariţia de noi specii se bazează pe acţiunea selecţiei naturale asupra variabilităţii populaţiilor. Plecând de la acest proces de bază al evoluţiei, se poate imagina un model idealizat al evoluţiei (Fig. 173). Astfel, dacă nu ar exista *constrângeri evolutive* ar apărea toate tipurile morfologice potenţiale sub acţiunea selecţiei naturale, care ar favoriza toate variaţiile întâmplătoare. Mutaţiile sunt întâmplătoare dar nu apare orice fel de mutaţii. Spectrul mutagen este dat de nivelul de organizare atins la un moment dat.

Majoritatea grupelor de vieţuitoare prezintă o istorie episodică, neregulată, marcată de radiaţii ample urmate de supravieţuirea pe termen lung a unui număr relativ mic de tipuri, distincte structural şi/sau adaptativ. Rămâne de văzut cum sunt constrânşi sau direcţionaţi factorii de variabilitate şi/sau selecţie în procesul radiaţiei adaptative.

Există două surse mari de constrângeri evolutive: *externe*, care provin din condițiile mediului de viață (inclusiv procesele întâmplătoare), și *interne*, ce țin de structura unui organism. Acestea din urmă se referă la potențialul limitat al genotipului, lipsa unei variabilități genetice adecvate, capacitatea de modificare nongenetică (norma de reacție fenotipică a unui genotip), planul de organizare moștenit, potențialul structural și fiziologic, precum și modelul dezvoltării ontogenetice.

Dintre acești factori limitativi ai procesului evolutiv, patru au o relevanță mai mare în dezvoltarea marilor radiații adaptative: 1. constrângerile din mediul de viață; 2. constrângerile legate de moștenirea istorică (constrângeri filogenetice); 3. constrângerile dezvoltării, și 4. constrângerile structurale și fiziologice.

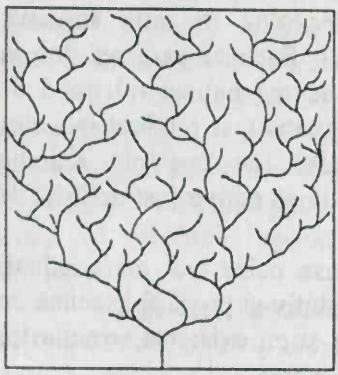


Fig. 173. Radiația evolutivă ipotetică a unui grup care nu este supus nici unei constrângeri. Toate morfotipurile potențiale sunt produse de selecția naturală care acționează asupra variațiilor întâmplătoare. Schimbarea morfologică se realizează cu o rată uniformă (după R. Carroll, 1988).

1. Constrângeri din mediul de viață

Factorul răspunzător în cea mai mare măsură de răspândirea discontinuă a organismelor este heterogenitatea mediului de viață. În istoria lor, majoritatea organismelor s-au adaptat la medii sau moduri de viață particulare. Reprezentanții tuturor încrengăturilor au fost primar acvatici iar acest fapt a constituit o constrângere pentru cei care s-au adaptat la viața pe uscat. În ocean se pot identifica habitate particulare precum cel bentonic (în și deasupra substratului), pelagic (nectonic sau planctonic); pe uscat, de asemenea, există o diversitate de habitate: de spații deschise (uscate sau umede), de pădure (arboricol sau terestru), în sol, de caverne etc. Selecția va reține întotdeauna acele variații care permit perpetuarea unei specii într-un anumit mediu particular de viață, și care sunt dezavantajoase în alte medii. De exemplu, majoritatea ordinelor de mamifere au păstrat o morfologie de bază asemănătoare și mod de viață pentru 50-60 milioane ani. Diversificarea tipurilor și radiația adaptativă a

grupelor presupun depăşirea constrângerilor impuse de mediu, sau transformarea. împreună cu mediul.

În cazul zonelor adaptative particulare, competiţia interspecifică restricţionează numărul şi tipul speciilor, ducând în mod frecvent la o specializare progresivă avansată în privinţa hrănirii, locomoţiei şi a altor aspecte ale structurii şi comportamentului. Pe de altă parte, mediul, care este în continuă schimbare, antrenează evoluţia speciilor componente, prin modificări progresive, în cadrul zonei adaptative respective, îngustându-se, şi pe această cale, spectrul adaptativ.

Condiţiile fizice ale mediului înconjurător pot stabili limite aproape absolute în schimbarea adaptativă. Tipul structural adaptativ optim poate fi recunoscut prin realizarea convergentă de structuri asemănătoare în grupe cu origine îndepărtată. Unul dintre exemplele cele mai sugestive îl constituie forma corpului la vertebratele acvatice cu înot rapid. Dintre peştii moderni, cei mai rapizi înotători sunt reprezentanţii familiei Carangidae, dintre teleosteeni. Aceşti peşti sunt caracterizaţi printr-un trunchi fusiform, turtit lateral şi o înotătoare codală înaltă, semicirculară. Această configuraţie conferă cea mai mare forţă de împingere şi cea mai mică rezistenţă la înaintare. O formă a corpului asemănătoare a fost realizată de rechini, încă din Devonianul superior, de ichthyosauri, dintre reptilele mesozoice, şi de cetacee, dintre mamifere (la acestea din urmă înotătoarea codală este dispusă orizontal deoarece flexiunea laterală a coloanei vertebrale este mult mai restrânsă la mamifere).

Există şi alţi factori ai mediului care influenţează forma corpului precum natura prăzii sau necesităţile de manevrabilitate şi de viteză. Zborul activ, în mod asemănător, constrânge forma corpului la un model particular, fiind realizate structuri aproape identice pe căi evolutive diferite la reptile şi păsări. Au fost constatate asemănări izbitoare ale structurii craniului la forme săpătoare, evoluate în linii diferite de reptile şi mamifere.

Constrângerile mediului fizic sunt suficiente pentru a explica de ce un model structural particular poate fi adoptat rapid, şi persista pentru perioade lungi de timp.

2. Constrângeri filogenetice

Constrângerile legate de caracterele moştenite istoric sunt cele care derivă din alcătuirea planului de organizare. Huxley (1956) subliniază rolul planului de organizare ca factor limitativ al căilor evolutive, dând ca exemplu insectele. Faptul că acestea au un schelet extern şi nu unul intern, face ca evoluţia să aibă o orientare strict delimitată privind mărimea corpului, care rămâne redusă.

Schmalhausen (1940) a arătat că structura unui organism, constituită în procesul istoric, restrânge căile posibile ale procesului evolutiv în anumite limite, că o organizare complexă nu poate fi modificată în orice direcție „fără a perturba vitalitatea ei", și, cu cât ea va fi mai complexă, „cu atât mai mică va fi libertatea acestor schimbări". În evoluție, constrângerile limitează unele funcții, dar pot dezvolta altele noi, ca factori ai selecției naturale.

3. Constrângeri ale dezvoltării

Studiul dezvoltării ontogenetice a vertebratelor a oferit exemple de constrângeri adaptative datorate dezvoltării. Reprezentanții timpurii ai reptilelor diapside acvatice prezintă o reducere numerică a carpienelor și tarsienelor pentru a realiza o mai mare flexibilitate a încheieturii autopodului anterior și, respectiv, a gleznei, și pentru a reduce greutatea. Primul element pierdut a fost ultimul element osificat la grupul primitiv respectiv (pisiformul în cazul carpului, și al cincilea tarsian distal, în cazul tarsului). Este o regulă generală a dezvoltării că ultimele elemente apărute sunt, în cea mai mare măsură, supuse schimbării sau pierderii. Această regulă poate fi considerată o constrângere a dezvoltării care prezice, la modul general, modelul carpului și al tarsului la numeroase grupe de reptile secundar acvatice, precum nothosaurii și reprezentanții primitivi ai grupelor mai avansate – plesiosaurii și ichthyosaurii. Această constrângere nu este însă absolută. Plesiosaurii și ichthyosaurii avansați au elaborat noi elemente constitutive ale paletei înotătoare și schimbări importante în proporția și configurația membrelor. Totodată se constată că diferențele structurale ale strămoșilor pot reprezenta limite ale modificărilor adaptative suferite de descendenți.

Constrângerile dezvoltării au efecte asemănătoare în condiții de viață asemănătoare. Dacă însă condițiile de viață diferă într-o măsură mai mare, atunci constrângerile dezvoltării pot avea efecte contrare. De exemplu, în condițiile locomoției terestre reducerea elementelor membrelor începe cu elementele distale. Acest lucru poate fi constatat la o serie de mamifere iar dintre reptilele cu început de adaptare acvatică, la nothosauri. În schimb, la plesiosauri și ichthyosauri, reptile specializate la locomoția acvatică, această regulă nu se mai aplică; la aceste reptile cresc elementele distale, în timp ce elementele proximale (humerus, femur), rămân neschimbate sau, la ichthyosauri, se reduc mult. Acest model invers al dezvoltării, văzut la plesiosauri și ichthyosauri, este asemănător cu cel urmat de păsările zburătoare, la care elementele distale ale aripii sunt mai dezvoltate decât cele proximale. Această asemănare se explică printr-o constrângere comună impusă de mediul de viață: tipul de locomoție. Astfel dacă păsările zboară prin aer, plesiosaurii (mai ales pliosaurii) și ichthyosaurii

„zboară" prin apă, elementele lor scheletice fiind nevoite să execute mişcări asemănătoare (a se vedea şi vol. III, Fig. 157, cu paletele înotătoare ale pliosaurilor).

Reducerea numărului de degete la copitate a urmat un model impus de constrângeri structurale şi fiziologice, de la care nu au existat abateri. Astfel, piciorul cu un deget a provenit din piciorul cu trei degete, niciodată două, iar piciorul cu două degete, din piciorul cu patru degete, niciodată trei.

Explicaţia acestui fapt constă în modul de individualizare a punctului de sprijin pe sol la strămoşii pentadactili ai copitatelor. La membrul pentadactil, masa corpului apasă aproape egal pe cele cinci degete. Adaptarea la fugă presupune reducerea suprafeţei de contact cu solul şi trecerea de la starea plantigradă la cea unguligradă. În aceste condiţii, suprafaţa de sprijin pe sol s-a restrâns la partea centrală a suprafeţei descrisă de cele cinci degete, care vine în continuarea axei longitudinale a membrului. Dacă s-a întâmplat ca punctul de sprijin principal să se individualizeze pe degetul trei, atunci s-a conturat simetria mezaxonă, iar reducerea degetelor a urmat modelul: 5→4→3→1 sau 5→3→1 (ca la perisodactile, de exemplu). Dacă punctul de sprijin s-a conturat în mod egal pe degetele III şi IV, acestea au evoluat împreună ca un singur deget; axa de simetrie trece printre degetele trei şi patru, realizându-se simetria paraxonă (ca la artiodactile, de exemplu). În acest caz, modelul de reducere a numărului de degete este 5→4→2. Aceste modele de reducere a numărului de degete se găsesc la mamifere. La struţ, însă, piciorul cu două degete a provenit din piciorul cu trei degete. La membrele nelocomotorii reducerea numărului de degete a putut urma şi alte modele. De exemplu, la Tyrannosauridae, autopodul anterior cu două degete a provenit din dintr-un autopod cu trei degete.

Constrângerile dezvoltării ontogenetice sunt, după cum s-a văzut, în dependenţă de celelalte limite impuse adaptării, şi anume constrângerile mediului fizic şi constrângerile structural-funcţionale.

O problemă controversată. Constrângeri ale dezvoltării ontogenetice ar putea oferi explicaţia într-o problemă viu disputată astăzi, şi anume omologia degetelor membrului anterior de la păsări. Ipoteza originii păsărilor dintr-un grup specializat de dinosauri theropozi este foarte apreciată, dar ea se loveşte de o serie de dovezi contrarii dintre care cea mai evidentă şi tranşantă se referă la faptul că păsările prezintă, la membrul anterior, degetele II, III, IV, în timp ce theropodele considerate strămoşii lor au degetele I, II, III. Este greu de pus la îndoială multe alte asemănări scheletice ca fiind datorate originii comune, din cauza acestei nepotriviri. Noile cercetări de biologia dezvoltării şi genetică au adus recent o serie de argumente foarte interesante care ar putea pune în acord şi această contradicţie.

Ipoteza lui Wagner şi Gauthier. În cursul evoluţiei theropodelor ar fi apărut un conflict între necesităţile funcţionale (păstrarea a trei degete într-o poziţie cât mai medială şi, în particular, a primului deget pentru un autopod prehensil, cu degete parţial opozabile) şi constrângerile foarte conservatoare ale

morfogenezei, de pierdere a degetelor laterale, I şi V (legea lui Morse). Acest conflict ar fi fost diminuat prin favorizarea unei transformări homeotice (ce implică genele *Hox*): condensările precondrogene CII, CIII, CIV s-ar fi supus legii lui Morse (pierderea degetelor laterale, I şi V), în timp ce degetele definitive şi-ar fi schimbat identitatea (CII→DI, CIII→DII, CIV→DIII), păstrând funcţionalitatea membrului prehensil, fapt care care a devenit un avantaj selectiv. Dacă aceste modificări au putut fi produse experimental este însă greu de dovedit că evoluţia a urmat o asemenea cale. Pentru caracterul inedit al acestei ipoteze, cu relevanţă deosebită în paleobiologie, prezentăm în continuare unele detalii privind experimentele ce au evidenţiat rolul transformărilor homeotice în organogeneză şi, posibil, în evoluţie.

Istoricul controversei. La opt ani după descoperirea lui *Archaeopterxy lithographica* (1861), veriga lipsă între reptile şi păsări, Huxley prezenta la „Geological Society" din Londra un memoriu („Further evidence of the affinity between the Dinosaurian reptiles and Birds", publicat în 1870), subliniind afinităţile între membrul posterior de *Megalosaurus* (dinosaur teheropod) şi cel al struţului. Paleontologul Seeley, în dezacord, a considerat că aceste asemănări se datorează dobândirii în mod independent de către cele două grupe a bipediei (convergenţă). Un secol mai târziu, teza lui Huxley (strânsa legătură dintre theropode şi păsări) a revenit în actualitate ca urmare a descrierii de către Ostrom a unui dinosaur biped, *Deinonychus*, un dromeosaurid, apropiat de păsări pe baza asemănărilor globale (sistematică fenetică). Legăturile de înrudire presupuse au fost confirmate de Gauthier, prin metoda analizei cladistice.

Cu toate acestea, teza lui Seeley a fost reluată şi dezvoltată pe tot parcursul secolului al XX-lea de Osborn (1900), Broom (1913), Heilmann (1926), Simpson (1946), de Beer (1954), Romer (1966), şi mai recent de Tarsitano, Marin, Feduccia şi alţii. În opinia acestor autori, asemănările anatomice numeroase privind scheletul celor două grupe s-ar datora *evoluţiei paralele* (eventual convergente). Principalele argumente aduse în acest sens sunt:

1. Dinosaurii theropozi, presupuşi ca fiind strămoşii păsărilor, prezintă la membrul anterior degetele I, II şi III, în timp ce păsările, degetele II, III şi IV (a se vedea şi comentariile din vol. III, pg. 269-270). De precizat că la membrul posterior al dinosaurilor theropozi, reducerea numărului de degete începe cu degetele laterale, I şi V.

2. Dinosaurii care prezintă cele mai multe asemănări cu păsările sunt mai recenţi decât acestea sau, oricum sunt prea tardivi pentru a putea sta la originea păsărilor. Dromeosauridele presupuse a sta la originea păsărilor sunt reprezentate mai ales prin forme din Cretacicul inferior (*Deinonychus*) sau superior (*Velociraptor*), cu 35–70 milioane de ani mai recente decât *Archaeopteryx* (Jurasic superior). Totuşi, dinţi asemănători cu cei ai dromeosauridelor şi ai troodontidelor au fost descoperiţi în depozite ale Jurasicului superior din Portugalia, şi din Jurasicul mediu al Marii Britanii.

3. Centura pectorală şi extremitatea distală a membrelor anterioare ale dinosaurilor theropozi sunt mult prea mici şi slabe pentru a servi ca bază unor aripi puternice; de asemenea, marea majoritate a dinosaurilor nu au claviculă (ca şi pterosaurii), fapt care l-a determinat pe G. Heilmann (1926) să excludă posibilitatea originii păsărilor din dinosauri, fundamentând originea lor din thecodonte, forme mai vechi, şi strămoşi comuni pentru dinosauri, pterosauri şi crocodili. *Compsognathus*, unul dintre theropodele mici, dat ca exemplu de asemănare cu *Archaeopteryx*, cu care era contemporan, nu prezenta nici o urmă de claviculă. Ulterior, au fost descoperiţi şi dinosauri cu clavicule fuzionate ca la *Archaeopteryx*.

4. Dinţii theropodelor sunt plaţi şi seraţi, la majoritatea curbaţi, iar la păsări sunt neseraţi, în formă de cui;

5. Iniţierea zborului de pe sol era practic imposibilă.

Pe de altă parte, asemănări mari, datorate unui paralelism evolutiv, au apărut între păsări şi pterosauri: oase pneumatice, cu pereţi subţiri; sudarea unor oase în complexe osoase (la nivelul cutiei craniene şi în cadrul vertebrelor dorsale – *notarium* şi *synsacrum*); cutie craniană voluminoasă; orbite largi şi ochi voluminoşi; pierderea şi reducerea până la dispariţie a dinţilor şi a cozii; stern osificat; maxilare acoperite într-un cioc cornos; fibula rudimentară; articulaţie mezotarsală. În cadrul theropodelor, maxilare edentate, cu aspect de cioc, aşa cum există la păsări, au apărut de mai multe ori independent (la Oviraptoridae, Alvarezsauridae, precum şi la câteva linii de păsări primitive – *Confuciusornis*, *Gobipteryx*, şi la grupul Neornithes).

Dintre aceste argumente, cea mai dezbătută este problema omologiei degetelor la membrul anterior de la păsări şi theropode. Studiile comparative privind organogeneza aripii la embrionul păsărilor moderne arată clar că cele trei degete sunt II, III şi IV, pe când paleontologii consideră că este vorba de degetele I, II şi III, omoloage cu degetele funcţionale de la *Herrerasaurus*, *Archaeopteryx* şi Dromaeosauridae. Concluzia desprinsă pe baza acestor date este că degetele de la aripa păsărilor moderne nu sunt omoloage cu degetele membrului anterior de la theropode.

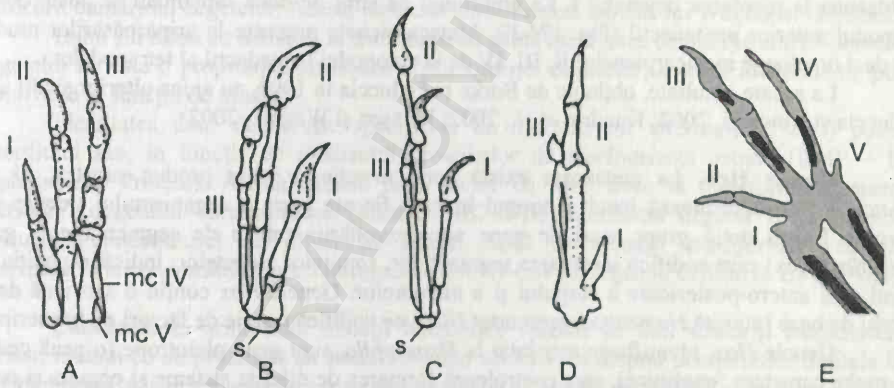


Fig. 174. Numerotarea degetelor la dinosaurii theropozi şi păsări. A – *Herrerasaurus*, autopodul stâng, faţa palmară; B – *Deinonychus*, autopodul stâng, faţa dorsală; C – *Archaeopteryx*, autopodul stâng, faţa dorsală; D – *Nothura maculosa* (pasăre actuală), autopodul stâng, faţa dorsală; degetele I-III apar ca degetele II-IV; E –autopod pentadactil de embrion de struţ în vârstă de 14 zile; I, II, III – degete; mc IV – metacarpianul IV redus; mc V – metacarpianul V vestigial; s – osul semilunar (carpienele distale I şi II fuzionate) (A după Feduccia, în Magnol şi colab., 2004; B după Wagner şi Gauthier, în Magnol şi colab., 2004; C după Magnol şi colab., 2004; D după Wagner şi Gauthier, în Magnol şi colab., 2004; E după Feduccia, în Magnol şi colab., 2004).

Date comparative. Autopodul theropodelor este mobil şi prehensil, făcut pentru a apuca. Această proprietate se datorează conformaţiei particulare a carpului (osul semilunar) şi celor trei degete parţial opozabile, numerotate I, II şi III (la Tyrannosauridae regresia numărului de degete este mai avansată, păstrându-se numai două degete funcţionale; I şi II; metacarpul III este absent la majoritatea tiranosauridelor sau vestigial). Formula falangeală este, medio-lateral, 2, 3, 4 (Fig. 174-A-C). Cele trei falange penultime sunt alungite, în conformitate cu caracterul prehensil

al autopodului. Osul semilunar permite încheieturii autopodului să se mişte mediolateral (mişcare necesară zborului, la aripa păsărilor).

La *Archaeopteryx*, formula falangeală este aceeaşi (2-3-4) dar autopodul se alungeşte, ca urmare a alungirii metacarpienelor II şi III, şi a penultimelor falange (Fig. 174-D). Penultima falangă a degetului III a suferit o torsiune în jurul propriei axe, ca la *Deinonychus*. Între autopodul dromeosauridelor (*Deinonychus*) şi cel de la *Archaeopteryx* asemănările sunt foarte pronunţate. Ele privesc numărul de degete, formula falangeală, forma şi proporţia falangelor, modul de articulare a metacarpienelor cu carpul distal.

La toţii embrionii amniotelor actuale studiate (broaşte ţestoase, aligatori, păsări, şoareci), membrele se dezvoltă după o manieră stereotipă. Din mezenchim se individualizează condensări precondrogene care stau la originea carpienelor, metacarpienelor şi degetelor. La membrul anterior se conturează o *axă primară* constituită din alinierea ulnei, a osului ulnar al carpului, şi a metacarpianului IV. O dată format metacarpianul IV este posibilă numerotarea celorlalte metacarpiene. Degetul IV apare astfel primul individualizat. Degetul V apare imediat posterior faţă de axa primară; apoi se individualizează, anterior, degetele III, III şi I, care formează aşa numitul *arc digital*. La membrul posterior elementele componente apar în aceeaşi ordine.

Primele degete care se reduc şi dispar la adult sunt I şi V. De remarcat că degetul I, ultimul apărut în ontogeneză, este primul care dispare la adult, înaintea degetului V. Experimental, la broaşte şi amniote, administrarea de antimitotice în perioada de creştere a membrelor duce întotdeauna la pierderea degetului I. La embrionul de struţ de două săptămâni se poate observa autopodul anterior pentadactil (Fig. 174-E). Matacarpienele prezente la aripa păsărilor moderne sunt deci omoloage metacarpienelor II, III, IV de la autopodul pentadactil al tetrapodelor.

La aceste rezultate, obţinute de Burke şi Feduccia în 1997, au ajuns ulterior şi alţi autori (Feduccia şi Nowicki, 2002; Kundrát *et al.*, 2002; Larsson şi Wagner, 2002).

Genele Hox. La metazoare există gene *structurale*, care produc substrat, şi gene *reglatoare* care controlează locul şi timpul în care fiecare parte a organismului trebuie să se dezvolte. Există două grupe mari de gene ale dezvoltării: genele de segmentaţie şi genele *homeotice* (*Hox*) care codifică identitatea segmentelor, somitelor, degetelor, indicând poziţia de-a lungul axei antero-posterioare a corpului şi a membrelor. Genele *Hox* conţin o secvenţă de 180 perechi de baze (numită *Homeobox*, prescurtat *Hox*), ce codifică o serie de factori de transcripţie.

Genele *Hox*, identificate mai întâi la *Drosophila*, sunt gene pleiotrope (o genă codifică mai multe caractere fenotipice), care controlează formarea de diferite sisteme şi organe, şi poziţia lor în corp (partea anterioară sau partea posterioară, partea ventrală sau partea dorsală şi aşa mai departe). Genele *Hox* permit dezvoltarea independentă a diferitelor părţi şi structuri ale embrionului. Aceste gene guvernează întreaga diferenţiere celulară ce conduce la constituirea tipului de simetrie a organismului adult (radiară sau bilaterală) şi a planului general de organizare.

Când unele dintre aceste gene suferă o mutaţie (deleţie sau supraexpresie), poate rezulta o *transformare homeotică* în cursul căreia o structură o înlocuieşte pe alta. La *Drosophila*, în urma acestor mutaţii au apărut fenotipuri bizare, cu aripile crescute în locul ochilor sau cu picioarele în locul antenelor. La om, mutaţia genei *Hoxa13* determină formarea de degete reduse iar cea a genei *Hoxd13* se traduce prin polidactilie şi sindactilie. La autopodul păsărilor, supraexpresia genei *Hoxd11* duce la apariţia unui deget supranumerar, anterior degetului II, dar având morfologia sa (II, II, III, IV).

Aceste gene sunt foarte vechi şi, în timp, ele au dobândit funcţii noi. Nevertebratele au doar un singur grup de gene *Hox*. Prin duplicaţii, numărul genelor *Hox* a crescut la animalele superioare (vertebratele au patru grupe de gene *Hox: HoxA, HoxB, HoxC, HoxD*, ultima cu rol în dezvoltarea înotătoarelor perechi sau a membrelor). Aceste complexe de gene s-au multiplicat şi

diversificat pe parcursul evoluției. Șoarecii și muștele au în comun 6 gene *Hox*, de la strămoșul comun protostomian.

Noile cercetări. Începând din 1999, Wagner (specialist în biologia dezvoltării) și Gauthier (cladist) au acceptat pentru prima dată numerotarea degetelor la păsări II, III, IV și propun o ipoteză de natură să păstreze filiația între theropodele maniraptore (Maniraptora) și păsări. Acești autori sugerează că diferența de identitate a degetelor între theropodele maniraptore și păsări este cauzată de anumite *transformări homeotice* ce au implicat mai multe gene, în special gene *Hox*, capabile de a modifica identitatea de poziție a structurilor seriate (vertebre, degete etc.).

Această transformare homeotică ar fi survenit în cursul evoluției theropodelor maniraptore (Dromaeosauridae și păsări): condensările precondrogene CII, CIII, CIV s-ar fi supus legii lui Morse (pierderea degetelor laterale, I și V) iar degetele definitive și-ar fi schimbat identitatea (CII→DI, CIII→DII, CIV→DIII). Ulterior, mai multe lucrări, independent, au demonstrat că prin manipulare genică (*Hox, Shh, Gli3* etc.) este posibil, în condiții experimentale, să se obțină o transformare homeotică „anterioară" (spațial) a condensărilor II, III, IV în degetele definitive DI, DII, DIII. Ipoteza este captivantă dar rămâne în sarcina sistematicienilor de ai proba veridicitatea, fapt dificil dat fiind lipsa totală a datelor cu privire la ontogeneza membrelor fosile.

În timpul organogenezei degetelor, specificarea numărului lor este independentă de specificarea identității lor de poziție, iar transformările homeotice pot astfel surveni în absența modificării numărului degetelor. Aceste rezultate consolidează ipoteza lui Wagner și Gauthier.

Dahn și Fallon au arătat că la embrionul de găină identitatea de poziție antero-posterioară a degetelor nu este o proprietate intrinsecă a primordiilor degetelor, această identitate de poziție putând varia în funcție de mediu.

Identitatea unui deget este specificată de mezodermul interdigital (MID) posterior primordiului său, în funcție de gradientul proteinelor de morfogeneză osoasă (BMP – Bone Morphogenetic Protein). Astfel, excizia unui sector de MID duce la transformări homeotice „anterioare" degetului corespunzător (excizia MID-II-III transformă degetul II în degetul I). Diminuarea concentrației de BMS în cadrul MID *favorizează transformări homeotice „anterioare"* ale condensărilor precondrogene CII-CIII-CIV în degetele definitive DI-DII-DIII.

Concluzii. În urma unor mutații homeotice suferite de unii strămoși dinosaurieni ai păsărilor, mutații ce au prezentat un anumit avantaj selectiv, în dreptul primordiilor digitale II-IV de la embrionii păsărilor actuale s-au dezvoltat degete având identitatea degetelor I-III de la dinosaurii strămoșești, așa cum o dovedește, cel puțin, morfologia și formula lor falangeală.

Problema care rămâne în fața oamenilor de știință este aceea că nimic nu dovedește că asemenea procese au avut loc în mod *natural*, pe parcursul evoluției theropodelor. În aceste condiții, pentru a dovedi filiația theropode-păsări, atenția s-a focalizat de la scheletul membrului anterior la pană. Studiul structurilor penelor fosile ar putea clarifica originea păsărilor. Dar, și aici sunt emise două ipoteze: una veche, care consideră că penele au provenit prin modificarea solzilor reptilieni, și alta nouă care consideră că penele sunt structuri noi, apărute independent alături de solzi.

Cercetări recente au ajuns la concluzia că penele nu sunt formațiuni care provin de solzi reptilieni modificați. Proteinele care intră în compoziția penelor păsărilor actuale sunt complet diferite de proteinele din componența solzilor reptilelor actuale. De asemenea, penele se dezvoltă dintr-un strat al pielii mai profund decât cel care dă naștere solzilor. În concluzie, penele ar fi luat naștere, probabil, ca structuri noi sub și între solzii reptilieni, și nu din solzi reptilieni modificați. Rezolvarea acestei probleme este abia la început.

4. Constrângeri structurale şi fiziologice

La vertebrate, majoritatea activităţilor sunt asociate direct cu sistemele scheletic şi muscular. Configuraţiile şi alcătuirea scheletului la vertebrate sunt foarte variate, dar ele sunt supuse unei constrângeri structurale şi anume rezistenţa osului şi a cartilajului per unitatea de suprafaţă, care este în esenţă constantă. Selecţia naturală acţionează, cu precădere, în direcţia folosirii cu cea mai mare eficienţă a proprietăţilor fizice ale osului şi cartilajului, fără a fi afectată semnificativ rezistenţa lor la compresiune. Forţa contracţiei musculare este, de asemenea, limitată de proprietăţile fizice ale muşchilor. Dispoziţia fibrelor musculare şi anumite aspecte ale fiziologiei lor sunt variabile, dar, în toate cazurile, ele exercită o forţă asemănătoare (aproximativ 2-3 kg/cm^2 secţiune musculară dispusă perpendicular pe orientarea fibrelor). Gradul în care un muşchi se contractă şi măsura în care se poate întinde fără a se deteriora sunt, de asemenea, limitate. Muşchii se pot contracta cu circa 30% din lungimea lor de repaus şi se pot întinde cu aproximativ 50% din lungimea lor de repaus. Schimbările în mărimea şi proporţiile craniului şi ale scheletului apendicular sunt profund constrânse de aceste proprietăţi ale muşchilor.

Probabil cele mai generale constrângeri structurale sunt cele asociate cu relaţiile dintre dimensiunile lineare, suprafaţă şi volum. Această relaţie limitează şi creşterea celulară. Celulele rămân mici pentru că la un volum mare al citoplasmei, care creşte la cub, membrana, ce se măreşte la pătratul dimensiunilor liniare, nu ar face faţă schimburilor citoplasmă/mediu extern, mult intensificate. Rezistenţa la greutate a osului, şi forţa de contracţie a muşchilor fiind, în ambele cazuri, proporţionale cu mărimea suprafeţei secţiunii lor transversale, muşchii şi oasele membrelor trebuie să crească mai mult decât dimensiunile lineare, în valoare absolută, pentru a susţine şi mişca un corp mai greu. Acest factor influenţează, de asemenea, procese precum câştigul şi pierderea de căldură, şi schimburile prin membrane ale gazelor de respiraţie şi ale moleculelor de nutrimente, după o rată proporţională cu suprafaţa membranară. Creşterea mărimii corpului necesită o mărire corespunzătoare a suprafeţei branhiilor sau plămânilor, precum şi a suprafeţei de absorbţie a hranei. Rata pierderii de căldură şi cea a câştigului şi pierderii de apă sunt, corespunzător, reduse la animalele cu corp mare.

La vertebrate, creşterea relativă, diferenţiată, a două variabile dependente de vârstă (creştere alometrică) impune constrângeri pentru forma generală a corpului.

Mărimea relativă a organelor de simţ cefalice oferă un exemplu de constrângeri structurale. La vertebratele mici, atât ochii cât şi capsulele otice sunt, în mod semnificativ, mai mari în raport cu alte trăsături ale capului. Acest

fenomen este legat de factorii fizici care restricționează mărimea acestor organe în cadrul anumitor limite. Fluxul de fluide este restricționat în tuburile mici și, prin urmare, diametrul canalului semicircular variază foarte puțin la diferite mărimi corporale. Dimensiunile celulelor retiniene sunt limitate de modelul de interferență a lungimilor de undă ale luminii, care fixează limite privind producerea unei imagini clare pe retină.

Factorii fiziologici pot fi, de asemenea, considerați printre constrângerile în evoluție. Ratele metabolice scăzute limitează puternic potențialul adaptativ al peștilor, amfibienilor și al primelor amniote. Nici unul dintre aceste grupuri nu ar putea realiza un zbor activ sau adaptări la mediile terestre reci, cu insolație scăzută. Dintre vertebratele de uscat, nici un grup nu este mai activ decât mamiferele și unele păsări. Pe de altă parte, o rată metabolică ridicată face dificilă adaptarea păsărilor și a mamiferelor la medii cu resurse alimentare limitate sau inconstante, cu excepția celor capabile de perioade intermitente dorminde.

Principii ale transformărilor organice

O succesiune de specii strămoș-urmaș, care poate fi urmărită într-un interval al timpului geologic constituie o *linie de evoluție*. Transformările organice (ce vizează caracterele morfo-anatomice, planul de organizare) se desfășoară după anumite principii, recunoscute de anatomiști și paleontologi, și anume *principiul corelației dintre organe* și *principiul transformării în mod inegal a caracterelor*.

Corelația. Un organism este o structură armonioasă în care nu se poate modifica nici o parte fără a fi afectate alte părți. De exemplu, trecerea de la dinți cu coroană joasă la dinți cu coroană înaltă, la un copitat, atrage după sine modificări ale întregului corp. Dinți mai mari necesită maxilare mai mari, iar acestea un craniu mai mare. Pentru susținerea unui craniu mai mare este nevoie de un gât mai puternic și, în final un corp mai mare. Creșterea dimensiunilor corporale va afecta și aparatul locomotor și modul de locomoție. Un asemenea proces („evoluție corelată") poate fi urmărit în orice linie de evoluție (bine evidențiat la equide, de exemplu).

Luând acest exemplu ca model nu trebuie să se creadă că toate copitatele de talie mare sunt obligatoriu hipsodonte. La multe copitate brevidonte (dinocerate, brontotheri, chalicotheri, mulți rinoceri) creșterea taliei a avut alte determinări ecologice, în special legate de apărare.

G. Cuvier, bazat pe principiul corelației organice, a putut interpreta părțile lipsă ale resturilor fosile, părți care trebuiau, corelativ, să aibă o anumită morfologie.

Evoluția în mozaic. Caracterele ce definesc un organism dintr-o specie nu sunt supuse în aceeași măsură acțiunii selecției naturale. Ca urmare, în cadrul unei linii de evoluție, ele suferă transformări în mod inegal. Structurile sau funcțiile care fac obiectul unei presiuni selective mai mari se modifică mai repede decât celelalte, astfel că într-un organism pot coexista trăsături primitive (care se regăsesc la strămoși) și trăsături evoluate (noi, apărute în procesul evolutiv). Caracterele noi nu le vor înlocui complet și în mod obligatoriu pe cele vechi. Există deci tendința de mozaicare a caracterelor, vechi și noi, la formele evoluate în comparație cu formele primitive, de origine – așa numita „evoluție în mozaic". De exemplu, ornitorincul prezintă caractere de primitivitate, comune cu cele ale reptilelor strămoșești (oviparitate, cavitate cloacală, oasele centurii pectorale sunt independente etc.), dar prezintă și caractere evoluate foarte specializate (ciocul cornos ca de rață, pintenul cu otravă). La *Archaeopteryx*, maxilarele, coada, membrele posterioare, mulajul endocranian sunt reptiliene, în timp ce aripile și penajul sunt caractere aviene (în general, deoarece unii dinosauri au avut același tip de pene, se pare, ca și păsările).

Direcțiile evoluției

Caracteristicile morfologice și funcționale ale speciilor, urmărite în cadrul unei succesiuni de specii, nu se modifică la întâmplare. Evoluția este direcționată spre un echilibru adaptativ cât mai stabil. Ameliorarea optimului adaptativ duce la specializarea, treptată, la mediul respectiv. De asemenea, toate categoriile de constrângeri ale evoluției, discutate anterior, constituie factori ce orientează evoluția spre o anumită configurație morfo-funcțională. Sensul adaptării pe parcursul unei succesiuni de speciații, ce vor genera o linie de evoluție, conferă evoluției un caracter orientat. Schimbarea direcționată a unei trăsături în cadrul uneia sau mai multor linii evolutive reprezintă o *direcție a evoluției.*

Evoluția direcționată presupune modificarea corelativă, în cadrul unei succesiuni de specii, a unui organ sau complex de organe. Dacă un caracter este util, acesta este păstrat oricât de mult timp (a se vedea problema „fosilelor vii" – pg. 373). Aceste transformări adaptative orientate, înregistrate în cadrul unei succesiuni de specii, sunt numite și *tendințe.* Trebuie avut însă grijă să nu se confunde termenii „direcție" sau „tendință" cu cel de „ortoevoluție", care este expresia unei teorii eronate asupra evoluției prin anageneză (cu viziune teleologică și nu teleonomică).

Exemplele de evoluții orientate sunt numeroase. Astfel, la equide, rinocerotide, camelide, proboscidieni etc. a existat tendința de creștere a taliei și de înlocuire a dentiției brevidonte cu dentiție hipsodontă; la equide a existat

tendința de reducere a numărului de degete, de creștere a taliei și de mărire a volumului encefalului; la proboscidieni – tendința de creștere a defenselor; la sauropode – tendința de creștere a taliei etc. Tendința spre hipsodonție (creșterea înălțimii coroanei dentare), dacă ne limităm la acest exemplu, s-a manifestat la numeroase grupe de mamifere erbivore: marsupiale, teniodonte, edentate, lagomorfe, rozătoare, artiodactile, perisodactile, hyracoidee, proboscidieni.

De remarcat sunt și două categorii complementare de direcții întâlnite atât la animale cât și la plante. Prima categorie constă în reducerea numerică a unor părți asemănătoare ale organismului, în timp ce părțile rămase tind să se diferențieze una față de alta, fenomen numit *anizomerism*. La animale, din această categorie, se poate da ca exemplu reducerea numărului de oase ale craniului la numeroși pești, precum și în succesiunea filogenetică pești – mamifere, și diferențierea celor rămase. La plante, florile simple s-au format prin reducerea numărului de elemente componente și sporirea diferențelor dintre acestea.

A doua categorie de tendințe constă în creșterea numerică a unor părți puțin asemănătoare ale organismului și reducerea, treptată, a diferențelor dintre acestea, fenomen numit *poliizomerism*. La șerpi, sporirea numărului de vertebre a atras după sine și ștergerea diferențelor dintre acestea. La plante, florile compuse reprezintă o multiplicare a unor elemente asemănătoare simplificate.

Transformările ce caracterizează anumite direcții de evoluție au o *limită*, ele nu se succed la infinit. Astfel, tendința de creștere a taliei este limitată de posibilitățile de mișcare, de nutriție și de numărul optim de indivizi pentru ca o populație să se poată reproduce; reducerea numărului de degete nu poate depăși numărul de un deget; hipsodonția este limitată de structura de ansamblu a craniului. Pe de altă parte, anumite direcții de evoluție își reduc sau opresc ritmul transformărilor înainte de a se atinge limita posibilității de transformare. Astfel, în cadrul perisodactilelor, hipsodonția la majoritatea rinocerilor este moderată, caii nu au ajuns la limita creșterii dimensiunilor corporale.

Se poate vorbi și de tendințe generale de evoluție, cum ar fi tendința spre complexificare sau tendința spre simplificare a organizării corpului. Complexificarea se poate urmării în succesiuni de tipul: procariote – eucariote; protozoare – metazoare; pești – mamifere; pteridofite – angiosperme etc. Simplificarea apare, de exemplu, în cazul evoluției prin parazitism, dar poate apărea chiar și în structura unor organisme „superioare". De exemplu, craniul unui mamifer este mai puțin complex decât craniul unui pește placoderm.

O altă problemă este aceea dacă direcțiile de evoluție sunt rectiliniare sau nu. Din studiile efectuate se poate spune că direcțiile scurte sau unele segmente ale direcțiilor lungi sunt rectiliniare, în schimb direcțiile lungi nu sunt consecvent rectiliniare, putând da direcții secundare scurte. De exemplu, la

cefalopodele primitive direcția generală a fost de trecere de la cochilia dreaptă la cea planspirală. În cadrul acestei direcții s-au produs și fenomene secundare de evoluție inversă, de la cochilia planspirală la cea dreaptă (Ancyloceratida), sau de evoluție spre cochilia trochospirală (*Turrilites*) sau chiar spre cochilia răsucită în mod neregulat (*Nipponites*).

O altă categorie de tendințe în evoluție este cea care se referă la raportul dintre fenomenele de speciație și cele de extincție. Sunt grupuri în care predomină aparițiile de specii noi, ceea ce duce la creșterea diversității grupului, și grupuri în care preponderente sunt extincțiile (Fig. 175); acestea din urmă au o diversitate mai redusă și o evoluție morfologică mai orientată, conturându-se anumite direcții de evoluție.

În funcție de numărul de linii evolutive luate în considerare și de raportul dintre ele, direcțiile de evoluție se pot grupa în două mari grupe: 1. direcții de evoluție în cadrul aceleiași linii evolutive; 2. direcții de evoluție ce vizează, corelativ, două sau mai multe linii de evoluție.

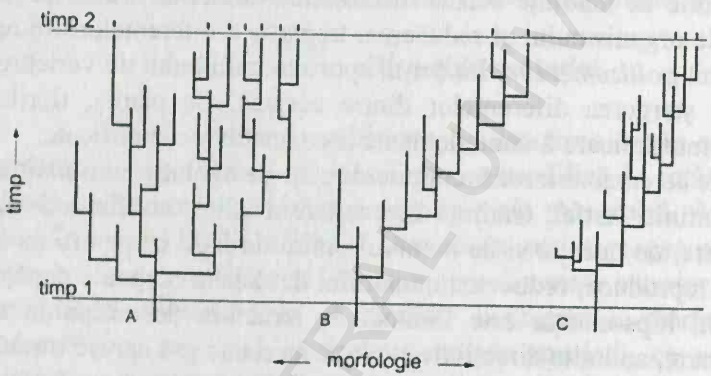


Fig. 175. Direcții ale evoluției în care se produc mai ales speciații (A și B) și mai ales extincții (C) (după P. Sheldon și P. Skelton, 1994).

1. Direcții de evoluție în cadrul aceleiași linii evolutive

Termenul „linie de evoluție" conține în înțelesul său ideea că speciile componente se succed după un anumit sens al transformărilor organice. În cadrul unei linii de evoluție se pot contura direcții foarte diferite în care au loc transformările organice: direcția spre hipsodonție, de creștere a taliei, de reducere a numărului de degete etc. (exemple deja prezentate și discutate mai sus).

O direcție generală de evoluție care se poate remarca în cadrul unei anumite linii de evoluție este *specializarea* sau, eventual, *supraspecializarea*. Acest fapt este mai evident în cazul liniilor cu viteză (ritm) de evoluție crescut.

2. Direcții de evoluție ce vizează, corelativ, două sau mai multe linii evolutive

Radiația adaptativă este un proces de diversificare a speciilor. Această diversificare este un proces orientat în anumite direcții adaptative și evolutive. În mod frecvent, în procesul general de diversificare, direcția transformărilor evolutive din cadru unei anumite linii de evoluție se regăsește în două sau mai multe linii diferite. Indiferent de mecanismul speciației (cladogeneză sau anageneză), privite în ansamblu, direcțiile de evoluție prezintă, unele față de altele, raporturi de divergență, paralelism sau convergență (Fig. 182).

Evoluția radiativă, ce a făcut obiectul radiației adaptative analizată mai sus, reprezintă creșterea relativ rapidă a diversității unui grup monofiletic (clad). Liniile monofiletice se orientează divergent pentru că adaptările descendenților dintr-un strămoș comun sunt legate de condițiile particulare, diferite, ale mediului. De exemplu, radiația claselor de pteridofite, gimnosperme sau moluște, a ordinelor de archosauri sau de ungulate, sunt forme ale evoluției radiative (radiații adaptative). În alte cazuri, linii evolutive cu origine îndepărtată se orientează convergent, paralel sau iterativ sub presiunea acelorași constrân-geri ale mediului fizic.

Evoluția convergentă. În sens larg, convergența se referă la apariția unor caractere adaptative asemănătoare (funcționale și morfologice) la organisme neînrudite, îndepărtate filogenetic, ca urmare a vieţuirii în aceleași condiții de mediu sau asemănătoare (mediu fizic, tip de nișă ecologică, zonă adaptativă). Evoluția convergentă afectează numai anumite caractere și vizează structuri diferite (neomoloage sau omoloage), care dobândesc funcții identice. Convergența constă într-o analogie funcțională. Două sau mai multe caractere, la organisme din grupe diferite, sunt convergente dacă nu se regăsesc la strămoșul lor comun cel mai apropiat.

Se poate deosebi o *asemănare primară*, când organele comparate îndeplinesc o funcție primară, și o *asemănare secundară*, când organele comparate prezintă, unele o funcție primară, altele o funcție secundară. Un exemplu de asemănare primară îl constituie branhia de la moluște și branhia de la pești; ambele se aseamănă foarte mult în structura lor, care prezintă caractere primare, dar nu sunt omoloage deoarece nu fac parte din același plan de structură; totodată, ambele au aceeași funcție, servind la respirația în apă, dar la ambele această funcție este primară. De asemenea, homeotermia mamiferelor și cea a păsărilor este un caracter apărut în mod independent pe două căi diferite în evoluția tetrapodelor.

Un exemplu de asemănare secundară îl oferă convergența dintre înotătoarea codală de la pești și picioarele posterioare de la foci transformate în înotătoare codală, cu rol propulsor. La foci această funcție este secundară deoarece rolul inițial al picioarelor a fost pentru mers iar la pești coada a avut de la început rol propulsor în înot (funcție primară). Codala peștilor și membrele posterioare ale focilor nu sunt organe omoloage. Un alt exemplu de asemănare secundară este cel realizat de unele reptile marine (ichthyosauri) și mamifere marine (cetacee) (Fig. 177), care au luat

aspectul peştilor – vertebratele adaptate primar la viaţa acvatică; în acest caz se poate stabili o omologie între înotătoarele perechi ale peştilor şi membrele perechi, transformate în palete înotătoare, ale ichthyosaurilor şi cetaceelor.

Trebuie, de asemenea, precizat că evoluţia convergentă exclude *falsele asemănări* – structuri cu morfologie asemănătoare dar cu funcţii diferite. De exemplu, talul equisetoid al algelor Characeae (acvatice) care se aseamănă cu cormul pteridofitelor Equisetaceae (terestre) reprezintă o falsă asemănare, deci o falsă convergenţă. Caninii superiori hiperdezvoltaţi ai unor mamifere şi reptile carnivore nu constituie o transformare convergentă cu hiperdezvoltarea aceloraşi canini superiori de la unele erbivore (de exemplu dinocerate) (Fig. 178). În primul caz, caninii serveau la capturarea prăzii, în al doilea caz la apărare şi intimidarea rivalilor în timpul perioadei de împerechere. La erbivore, convergentă poate fi considerată asemănarea caninilor hiperdezvoltaţi de la unele grupe precum dicinodonţi, dinocerate, astrapoteri, hipopotami etc.

Fig. 176. Asemănări morfologice la mamiferele placentare şi marsupiale actuale (după P. Sheldon şi P. Skelton, 1994).

Dacă asemănarea interesează doi taxoni înrudiţi apropiat, cu strămoş comun, la care organele omoloage au suferit modificări identice, atunci fenomenul se numeşte *paralelism*; un exemplu este oferit de crocodilieni şi fitosaurii din

Triasic. Între organisme există grade diferite de înrudire şi, în consecinţă, nu există o limită tranşantă între convergenţă şi paralelism.

De exemplu, monodactilia equidelor şi cea a litopternelor (Fig. 179) a apărut independent (nu s-a moştenit de la acelaşi strămoş, funcţia fiind primară în ambele cazuri), în condiţii de echivalenţă ecologică, dar la organe omoloage (persistenţa degetului III). Aceste copitate fac parte din ordine diferite dar nu sunt prea îndepărtate filogenetic, ambele fiind mamifere placentare. Este o convergenţă combinată cu paralelismul evolutiv. Un alt exemplu de convergenţă combinată cu paralelism este dat de asemănarea dintre pterosauri şi păsări. În cazul acestor tetrapode zburătoare aripa reprezintă acelaşi organ, membrul anterior, dar în fiecare caz apar structuri noi neomoloage: membrana tegumentară (patagiul), în cazul pterosaurilor, şi penele, în cazul păsărilor.

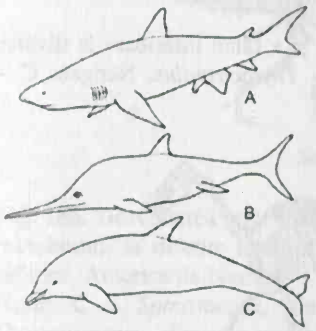


Fig. 177. Convergenţa între vertebrate secundar acvatice (B – ichthyosaur, reptilă); C – delfin, mamifer) şi vertebrate primar acvatice (A – rechin, peşte).

Evoluţia convergentă se exprimă prin realizarea aceluiaşi tip constituţional de către specii cu origine foarte diferită dar care trăiesc în acelaşi *mediu fizic* sau care ocupă o *nişă ecologică echivalentă* în medii geografice diferite. Exemple de convergenţe cauzate de *mediul fizic* comun sunt: „tipul pisciform", realizat de peşti, ichthyosauri şi cetacee; „tipul serpentiform", de şerpi, amfibieni (aïstopode, cecilieni) şi şopârle; bioformele vegetale (fanerofite, epifite, camefite, hemicriptofite, efemeroide, geofite, helofite, terohemicriptofite, terofite). Bioformele vegetale sunt cele care dau aspectul general al biomurilor, ce corespund unor condiţii climatice generale (tundră, stepă, pădure de foioase, taiga etc.).

Asemănări apărute prin ocuparea unor *nişe ecologice echivalente* (în spaţii geografice izolate) de către specii depărtate filogenetic, în fauna actuală (Fig. 177), sunt date de unele placentare şi marsupiale (forme asemănătoare erbivore, carnivore, terestre, arboricole etc.); de exemplu asemănarea dintre lupul placentar (*Canis*) şi lupul marsupial (*Thylacinus*), pisica placentară (*Felis*) şi pisica marsupială (*Dasyurus*), furnicarul placentar (*Myrmecophaga*) şi furnicarul marsupial (*Myrmecobius*), veverița zburătoare placentară (*Glaucomys*) şi veverița zburătoare marsupială (*Petaurus*), cârtița placentară (*Talpa*) şi cârtița marsupială (*Notoryctes*), şoarecele placentar (*Mus*) şi şoarecele marsupial (*Dasycercus*). Un alt exemplu este dat de vulturii din Lumea Nouă (Catharetidae, înrudiţi cu berzele) şi vulturii din Lumea Veche (Falconiformes).

Dintre formele fosile, remarcabilă este hiperdezvoltarea, în mod asemănător, a caninilor superiori la diferite carnivore, reptile sau mamifere (Fig. 178). Un alt exemplu este oferit de asemănarea convergentă a membrelor

(monodactile) la două tipuri de copitate cu origine diferită: equidele nord-americane şi litopternele sud-americane (Fig. 179), asemănările craniului, şi mai ales ale molarilor de la Pyrotheria (copitate sud-americane) şi tapiri (perisodactile din Emisfera Nordică).

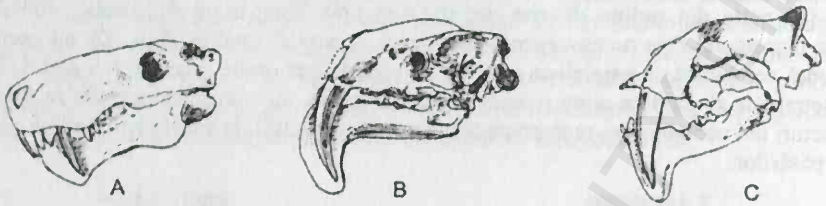


Fig. 178. Dezvoltarea convergentă excesivă a caninilor superiori şi a fălcii inferioare la diverse reptile şi mamifere. A – *Inostrancevia*, Permian superior; B – *Thylacosmilus*, Neogen; C – *Eusmilus*, Paleogen superior (figurile nu sunt la aceeaşi scară).

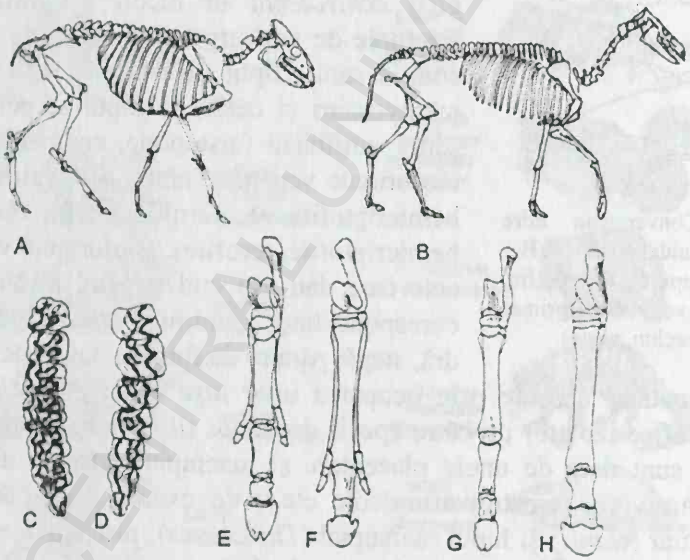


Fig. 179. Asemănarea între mamifere neînrudite apropiat, litopterne şi equide, care au evoluat în continente izolate (America de Sud respectiv America de Nord şi Eurasia). Comparaţia între scheletul la *Diadiaphorus* (A), litoptern, Miocen şi *Hypohippus* (B), equid, Neogen; comparaţie între suprafaţa ocluzală a dinţilor posteriori la *Diadiaphorus* (C), litoptern, şi la *Miohippus* (D), equid, Oligocen mediu-Miocen; vedere frontală a piciorului posterior stâng la litopternul tridactil *Diadiaphorus* (E), şi la equidul *Merychippus* (F), Miocen mediu-Pliocen; vedere frontală a piciorului posterior la litopternul monodactil *Thoatherium* (G), Miocen, şi la equidul monodactil *Equus* (H), Cuaternar (figurile nu sunt la aceeaşi scară) (după F. H. Pough şi colab., 1989).

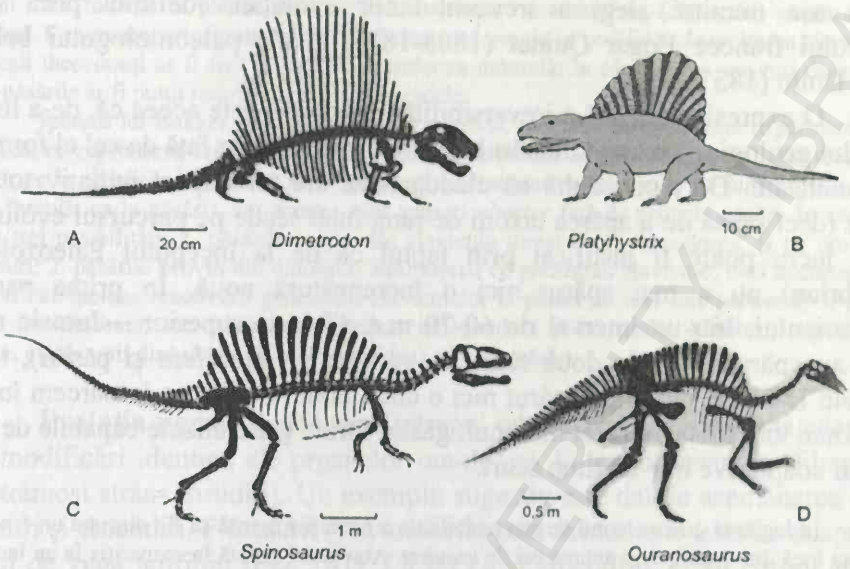


Fig. 180. Dezvoltarea unor creste dorsale pe baza apofizelor neurale mult alungite ale vertebrelor trunchiului, la diferite tipuri de tetrapode fosile. A – *Dimetrodon*, reptilă synapsidă, Permian inferior, America de Nord; B – *Platyhystrix*, amfibian labirintodont, Permian inferior, America de Nord; C – *Spinosaurus*, dinosaur saurischian, Cretacic superior, Africa de Nord; D – *Ouranosaurus* – dinosaur ornithischian, Cretacic inferior, Africa de Nord.

O convergență cu semnificație mai puțin cunoscută, întâlnită la tetrapode fosile, în general reptile, constă în existența unei creste pe spate formată prin alungirea apofizelor neurale ale vertebrelor din regiunea trunchiului (Fig. 180). Aceasta este o trăsătură definitorie a pelycosaurilor, dintre reptilele synapside (*Edaphosaurus, Dimetrodon* – Permian inferior, America de Nord), dar apare și la unii dinosauri: saurischieni (*Spinosaurus* – Cretacic superior, Africa de Nord), ornithischieni (*Ouranosaurus* – Cretacic inferior, Africa de Nord), și chiar la unii stegocefali rachitomi (*Platyhystrix* – Permian inferior, America de Nord). Se consideră că aceste creste dorsale ar fi servit în termoreglare sau ca dimorfism sexual.

Interesant de precizat este faptul că unele dintre aceste tetrapode cu creste dorsale (*Edaphosaurus, Dimetrodon, Platyhystrix*) au fost contemporane între ele și au trăit în aceeași regiune geografică (America de Nord), ceea ce ar sugera existența unor factori selectivi generali ce au favorizat apariția, la un moment dat, a acestor structuri la mai multe grupe de tetrapode.

Cazurile de evoluție convergentă arată că un organ o dată dispărut în cursul evoluției nu se mai reface întocmai; nici o specie, o floră sau o faună, o dată dispărute nu mai pot apărea ca atare. Aceste concluzii generale reprezintă

esența așa numitei „legi a ireversibilității evoluției" definită prin ideile istoricului francez Edgar Quinet (1803-1875) și ale paleontologului belgian Louis Dollo (1857-1931).

O expresie generală a ireversibilității evoluției este aceea că, de-a lungul timpului geologic, a crescut numărul formelor specializate față de cel al formelor nespecializate. De aici rezultă că cladogeneza are un impact radiativ tot mai scăzut (deci șansa de a apărea taxoni de rang înalt scade pe parcursul evoluției). Acest lucru poate fi justificat prin faptul că de la începutul Paleozoicului (Cambrian) nu a mai apărut nici o încrengătură nouă. În prima parte a Mesozoicului, într-un interval de 60-70 m.a. (Triasic superior – Jurasic superior), au apărut ultimele două clase de vertebrate (mamifere și păsări), iar în ultimele 150 m.a. nu a mai apărut nici o clasă nouă. Cu cât ne întoarcem într-un trecut mai îndepărtat, cu atât mai mult găsim forme generalizate capabile de mari radiații adaptative într-un timp scurt.

În legătură cu conceptul de ireversibilitate a evoluției merită să fie discutat un fenomen, remarcat încă din vechime, și anume cel de *atavism*. Atavismul constă în reapariția la un individ a unor caractere tipice strămoșilor filogenetici, dar care sunt absente la generațiile mai recente. Exemplele de organe atavice sunt diverse: cai polidactili, cu reminiscențe ale degetelor II și/sau IV (și Iulius Caesar a avut un asemenea cal), balene cu primordii ale membrelor posterioare, oameni cu apendice codal și multe altele. Organele atavice amintesc de unii strămoși îndepărtații ai liniei filogenetice respective. De exemplu, un cal atavic tridactil amintește de strămoșii lui terțiari de acum 20 m.a. (*Merychippus*).

Apariția caracterelor atavice este pusă pe seama faptului că genele care codifică aceste caractere nu au dispărut ci sunt inactivate, iar anumite mutații le pot reactiva. Acest lucru a fost dovedit experimental în 1980, când a fost indusă dezvoltarea dinților la embrionul de găină. S-a demonstrat că embrionul de găină nu a pierdut capacitatea de a dezvolta dinți dacă țesutul epitelial al maxilarelor vine în contact cu țesut embrionar dentar (mezenchim) de șoarece. Grefa de mezenchim de șoarece produce dentina pe care mezenchimul de găină nu o poate produce și dinții se dezvoltă. Acest experiment sugerează că genele se pot păstra nealterate dar inactivate timp de milioane de ani. Structurile vestigiale și atavismul denotă persistența „memoriei filogenetice" după ce o funcție s-a pierdut.

Organele atavice apar întâmplător la anumiți indivizi și nu la o populație întreagă. De aceea rolul lor în evoluție nu poate fi tratat decât speculativ. Putem considera că reapariția unor structuri vechi, prezente la strămoși, constituie un dezavantaj adaptativ deoarece acele structuri au fost eliminate de selecția naturală. Caracterele atavice, ca orice variație nouă, au valoarea lor selectivă în populație, la un anumit moment dat. Dar este greu de imaginat și dovedit inițierea unei linii de evoluție pornind de la un caracter atavic, anulând oarecum caracterul ireversibil al evoluției. Fără dovezi sigure se pot face speculații. De exemplu, R. Bakker (1989) a demonstrat magistral că păsările provin din dinosauri dar teoria sa se lovea de o dificultate majoră: dinosaurii cu trăsături aviene *nu prezintă clavicule*, în timp ce la păsări claviculele sunt prezente și au un rol funcțional important. În schimb, thecodontele, strămoșii comuni ai dinosaurilor și păsărilor, aveau clavicule. De altfel, pentru acest motiv G. Heilmann a respins categoric în 1926 posibilitatea ca păsările să provină din dinosauri. În aceste circumstanțe, Bakker a opinat că la strămoșii dinosaurieni ai păsărilor claviculele au *reapărut*, în condițiile în care ar fi constituit un *avantaj* apariția unui os dispus vertical în fața centurii pectorale, pe măsură ce membrele anterioare erau

tot mai mult folosite la planat, iar codificarea genetică a acestui os (clavicula) exista, dar era represată. Ca urmare, orice mutație care ar fi depresat genele ce codificau dezvoltarea claviculei la strămoșii thecodonți ar fi fost favorizată de selecția naturală; în câteva sute sau mii de generații proto-păsările ar fi putut redobândi astfel claviculele.

Ipoteza lui Bakker este logică și pare posibilă, mai ales că unele date experimentale au confirmat re-exprimarea fenotipică a unor caractere dispărute de milioane de ani, prin reactivarea genelor ce le codifică. În prezent sunt cunoscuți și dinosauri cu clavicule (și încă unite între ele, într-o furculă, ca la păsări), dar aceștia sunt apăruți *ulterior* față de primele păsări. În acest caz, rămân trei posibilități: 1. păsările moștenesc clavicula direct de la thecodonte, și nu provin din dinosauri; 2. păsările provin din dinosauri strămoșești ce prezentau clavicule, încă necunoscuți, și în acest caz ipoteza reactivării genetice a claviculelor la păsări nu mai este necesară; 3. păsările provin din dinosauri iar clavicula a reapărut independent și în paralel, conform supoziției lui Bakker, atât la unii dinosauri (Dromaeosauridae) cât și la păsări.

Evoluția paralelă afectează întregul organism în același sens adaptativ, prin modificări identice ale organelor omoloage, la taxoni apropiați filogenetic (cu strămoși strâns înrudiți). Un exemplu sugestiv este dat de asemănarea dintre fitosauri și crocodili. Fitosaurii (Phytosauria) sunt thecodonte triasice adaptate la modul de viață amfibiu (Fig. 181). La fel ca și crocodilii, ei au corpul alungit, aplatizat dorso-ventral, craniu triunghiular, cu fălci alungite, coada lungă turtită lateral, membrele scurte. O examinare anatomică mai atentă relevă însă unele deosebiri clare precum: poziția nărilor (în fața orbitelor, la fitosauri, respectiv în vârful botului la crocodili), proporția dintre oasele maxilare și cele premaxilare în constituția fălcii superioare (la fitosauri premaxilarele sunt alungite și maxilarele sunt scurte, iar la crocodili invers).

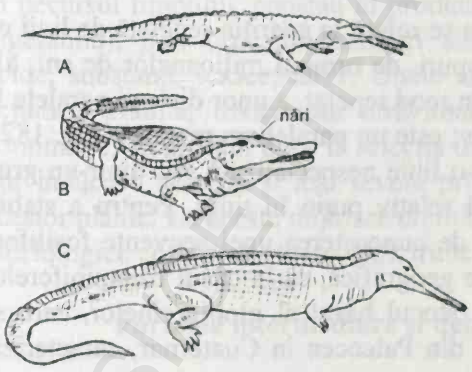


Fig. 181. Convergență (între A și B-C) și paralelism evolutiv (între B și C) în cadrul diapsidelor semiacvatice cu fălci alungite. A – champsosaur (diapsid primitiv, Cretacic superior); B – fitosaur (arcosaur thecodont, Triasic superior); C – crocodil (arcosaur crocodilian, Cretacic superior-Actual) (explicații în text).

Explicația acestui paralelism evolutiv constă în faptul că ambele grupe, fiind destul de strâns înrudite, au prezentat o bază anatomică asemănătoare care, sub influența acelorași constrângeri oferite de mediul amfibiu, au dat naștere la tipuri constituționale asemănătoare. În schimb, aspectul crocodiliform al trematosaurilor (amfibieni marini din Triasic) și al champsosaurilor (diapside

primitive din Cretacicul superior) poate fi considerat mai curând o convergență deoarece aceste tetrapode sunt mai îndepărtate filogenetic față de crocodilieni.

Paralelisme evolutive pot fi considerate și asemănările morfo-anatomice dintre grupe apropiate de mamifere (tapiri – paleotheri; canide – hienide; procionide (marele panda) – urside etc.). În cadrul reptilelor therapside, dintr-o formă ancestrală comună, au rezultat mai multe linii paralele de therapside asemănătoare mamiferelor. La nevertebrate, direcții paralele de evoluție se înregistrează, de exemplu, la graptoliți. Diferitele linii evolutive de graptoliți, care descind dintr-un strămoș comun, diferă între ele prin numărul de rânduri de teci. Prin dispariția unui rând de teci la unele linii de graptoliți cu rabdosomi biseriați au rezultat linii paralele de graptoliți cu rabdosomi iniseriați.

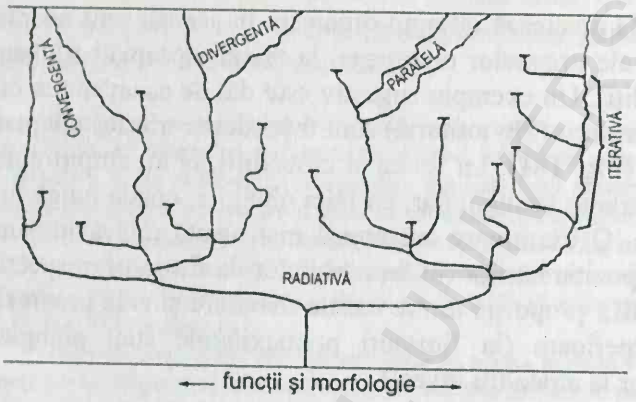


Fig. 182. Direcții de evoluție ce vizează, corelativ, mai multe linii adaptative (după P. Skelton, 1994, modificat).

Evoluția iterativă. Acest termen se referă la apariția repetată de linii cu morfologie asemănătoare, la diferite timpuri, de ordinul milioanelor de ani, ale istoriei unui grup monofiletic (apariția, în mod repetat, a unor direcții paralele la ramurile succesive ale unui grup evolutiv; este un paralelism repetat) (Fig. 182). Aceste linii evoluează, în general, dintr-o linie nespecializată sau dintr-un grup de linii („stoc bazal"), care se schimbă relativ puțin în timp. Pentru a stabili liniile iterative de evoluție este nevoie de cunoașterea unei secvențe fosilifere foarte bine păstrate, cu o largă acoperire geografică, ca în cazul foraminiferelor planctonice neozoice. De exemplu, din stocul bazal al globigerinelor, care se conservă fără a se modifica substanțial din Paleocen în Cuaternar, caracterizat printr-o formă globulară cu o singură apertură, s-au desprins, la intervale succesive, linii de tip „globigerinoid" cu apertură multiplă, și linii de tip „turborotalid", cu cochilia aplatizată și două deschideri aperturale. Evoluția iterativă a fost semnalată la diverse grupe de nevertebrate precum trilobiții și graptoliții, din Paleozoic.

Coevoluția

Coevoluția este o evoluție concurentă a două sau mai multe specii care își influențează în mod reciproc evoluția. Astfel, când două tipuri de organismele interacționează unul cu altul, ca în relațiile pradă – prădător, gazdă – parazit, plantă – polenizator, fiecare va exercita o presiune selectivă asupra celuilalt. Rezultatul este *coevoluția* lor. Un exemplu remarcabil de coevoluție, din Mesozoic, este specializarea structurilor defensive ale dinosaurilor erbivori, corelativ cu apariția de dinosauri carnivori tot mai mari și mai puternici. În cadrul acestei veritabile „curse a înarmărilor", cum a mai fost numită, pentru craniile masive, fălcile puternice și dinții sfâșietori ai carnosaurilor, dinosaurii erbivorii au dezvoltat platoșe osoase înzestrate cu noduri sau spini, gulere osoase, coarne, oase frontale groase cu apofize ascuțite, cozi prevăzute cu spini sau terminate cu umflături osoase nimicitoare, și nu în ultimul rând dimensiuni corporale colosale.

O altă coevoluție remarcabilă, începută în Cretacicul superior, ce implică taxoni de rang superior, este cea dintre angiosperme (plante cu flori care au înveliș floral) și insectele polenizatoare. Rezultatul este că numeroase plante nu se mai pot perpetua în absența insectelor polenizatoare, iar morfologia florii a coevoluat cu cea a insectei polenizatoare.

Dezvoltarea mijloacelor de apărare chimică a plantelor în fața animalelor erbivore, și creșterea rezistenței la intoxicare a acestor animale constituie, de asemenea, o coevoluție. Mijloacele de apărare chimică ale plantelor, dezvoltate în decursul timpului, constau în producera unei mari cantități de celuloză (greu digerabilă), peri urticanți, taninuri amare și astringente, alcaloizi, substanțe acide, substanțe toxice, latex. Unele animale erbivore reușesc să neutralizeze acțiunea iritantă, toxică sau otrăvitoare a acestor plante, consumându-le în continuare. Acest fapt duce la selecția unor varietăți de plante și mai toxice, care vor induce o selecție și mai severă privind rezistența erbivorelor la consumul acestor plante. La aceste mijloace chimice de apărare, plantele adaugă și adaptări morfologice corespunzătoare: țepi, trunchiuri înalte etc.

Formele intermediare și delimitarea taxonilor superiori

Formele intermediare sunt clasificate în cadrul unui taxon supraspecific împreună cu descendenții lor. În timpul vieţuirii lor, acestea neavând statutul de „forme intermediare", ar fi fost clasificate împreună cu formele înrudite și cu cele strămoșești. Fiecare specie strămoș a ordinelor actuale de copitate sau carnivore, de exemplu, ar fi făcut parte din alte ordine în timpul vieţuirii lor.

Pentru a aborda conceptual această problemă trebuie să ne transferăm, într-o anumită măsură, pe tărâmul imaginației. De exemplu, atunci când au fost analizate resturile de *Moeritherium* (Eocen superior), considerat acum unul dintre strămoșii proboscidienilor, s-au recunoscut în detaliile sale anatomice tendințele, desăvârșite pe deplin, la proboscidienii actuali: incisivii din perechea a doua alungiți, deschiderea nazală ușor lărgită și deplasată posterior (indiciu că avea o mică trompă), simfiza mandibulară alungită, configurația molarilor etc. Această apropiere a lui *Moeritherium* de elefanți a fost posibilă pentru că elefanții sunt *deja* cunoscuți. Dacă am fi analizat genul *Moeritherium* în timpul vieţuirii lui, atunci când nu era definită configurația de proboscidian, desigur că l-am fi apropiat sistematic de strămoșii săi și de rudele în viață, clasificându-l într-un ordin care nu s-ar fi numit „Proboscidea". Pe de altă parte, analiza genului în cauză în timpul vieţuirii acestuia nu ar fi putut deschide o perspectivă asupra modului cum vor continua modificările sale anatomice pe parcursul evoluției. Sistematica evaluează caracterele nu și tendințele lor potențiale. Tapirii, de exemplu, prezintă un început de trompă de peste 40 milioane ani, și, în tot acest timp, aceasta nu s-a transformat într-o trompă alungită de tip proboscidian. Delimitarea taxonilor superiori monofiletici pe baza formelor intermediare ridică în continuare probleme sistematicii, care, uneori, este nevoită să aleagă criterii convenționale de departajare a acestora.

Procedurile taxonomice joacă un rol foarte important în modul cum privim evoluția. Sistematica lineană se bazează pe un sistem ierarhic de specii grupate în genuri, genuri grupate în familii, familii grupate în ordine și așa mai departe. Acest sistem de clasificare duce la impresia că speciile din diferite categorii sistematice diferă una de altă în funcție de diferențele de rang taxonomic. Astfel, speciile din familii diferite se presupune a fi mai mult deosebite decât speciile din genuri diferite, speciile din ordine diferite ar fi mai deosebite decât speciile din familii diferite și așa mai departe. Această impresie poate fi corectă numai dacă luăm în considerare reprezentanții faunei actuale dar pentru speciile de origine situația este alta. Wilson (1971) a descris evoluția progresivă în cadrul artiodactilelor selenodonte primitive, în care populații ale speciilor de origine au dat naștere succesiv la reprezentanți din genuri diferite și familii diferite. În acest caz, speciile de origine a două familii monofiletice, de exemplu, clasificate fiecare în familia respectivă, *sunt mai apropiate între ele decât de speciile actuale ale propriilor familii.* Această realitate intră în contradicție cu ierarhia sistemului de clasificare, bazată pe acumularea treptată de deosebiri o dată cu trecerea spre taxoni de rang tot mai înalt.

Pentru a explica această realitate, ce pare contradictorie, trebuie făcute o serie de precizări. În primul rând, trebuie avut în vedere faptul că orice sistem de clasificare este alcătuit și valabil doar pentru un anumit timp al evoluției, în fapt – *prezentul timpului de evoluție.* Această constrângere de ordin practic are ca primă consecință faptul că sistemul ierarhic de clasificare cuprinde specii contemporane între ele, rezultând o *clasificare orizontală.* Formele fosile, incluse cu o anumită relativitate în specii reale (deoarece nu se poate proba izolarea reproductivă) sunt atașate unităților sistematice stabilite pe baza

cunoaşterii formelor actuale. Clasificarea ierarhică lineană are la bază criteriul descendenței comune din acelaşi strămoş (*monofilia*). Ca urmare, orice macrotaxon va trebui să cuprindă, pe lângă toate speciile actuale şi fosile cunoscute, şi *specia de origine*. Dar, atunci când specia de origine trăia, macrotaxonul de un anumit rang, derivat din ea, nu exista încă iar specia respectivă făcea desigur parte dintr-un alt macrotaxon de rang egal cu cel pe care îl va forma în evoluție. Includerea speciei de origine într-o *clasificare verticală*, ce cuprinde toți descendenții cunoscuți ai acesteia, separă specia de origine, în perspectivă sistematică, de rudele ei cele mai apropiate care au inițiat alte linii evolutive bogate în specii.

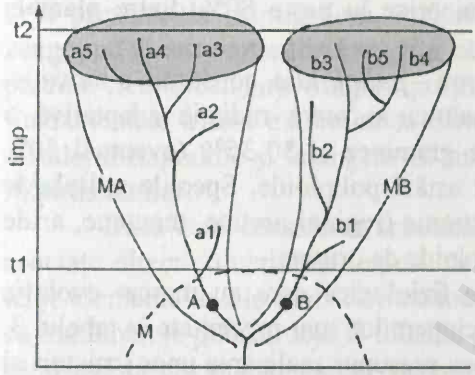


Fig. 183. Relativitatea macrotaxonilor (original). Macrotaxonii monofiletici MA şi MB se delimitează la timpul t2 şi au originea în speciile înrudite A, respectiv B. La timpul t1 speciile ancestrale A şi B s-ar fi putut încadra în acelaşi macrotaxon M. Deşi speciile A şi B sunt mai apropiate între ele decât este A de a5, de exemplu, respectiv B de b5, totuşi sistematica timpului t2 grupează în acelaşi macrotaxon speciile A şi a5, respectiv B şi b5. Sistemul de clasificare este relevant numai la prezentul timpului de evoluție (t2 în acest exemplu).

Posibilitatea ca o specie de origine, şi formă intermediară în acelaşi timp, în cadrul unui macrotaxon monofiletic să facă parte din doi macrotaxoni diferiți, în funcție de timpul evoluției în care se face clasificarea, poate fi definită prin conceptul de *relativitate a macrotaxonilor* (Fig. 183). Această relativitate demonstrează că: 1. „macroevoluția" este doar un aspect al evoluției unice şi nu o formă aparte de evoluție; 2. macrotaxonii (monofiletici) „nu se nasc precum speciile" ci doar se delimitează pe parcursul evoluției; 3. sistematica prezintă un *conținut contradictoriu* şi anume: sistematizarea speciilor din perspectivă actuală nu poate respecta raporturile filogenetice stabilite pentru oricare alte niveluri ale timpului de evoluție (nu poate exista un sistem global de clasificare valabil pentru toate timpurile). Pe plan metodologic, sistematică clasică, ce scoate în evidență discontinuitatea în evoluție, intră într-o contradicție formală cu cladistica, ce pune accent pe continuitate (I. Cojocaru, 1994, 1995, 2004).

Apariția de noi structuri sau procese fiziologice

Schimbările evolutive cele mai spectaculoase presupun apariția de noi structuri şi moduri de viață, de exemplu apariția planului de organizare al cormofitelor, spermatofitelor, artropodelor sau al vertebratelor. Informațiile oferite de fosile cu privire la apariția structurilor şi funcțiilor cu importanță majoră în evoluție, mai ales cu privire la organele moi, sunt completate de studii

ale dezvoltării embrionare. Orice nouă achiziție structural-funcțională a dus la apariția altor noi inovații cu valoare evolutivă. În regnul vegetal, anumite inovații biochimice au condus la inovații structurale și ecologice, deschizând calea unor noi radiații adaptative. De exemplu, apariția *ligninei* la cormofite a favorizat dezvoltarea țesutului vascular și mecanic; asocierea acestora cu apariția *cambiului* (meristem secundar), care determină creșterea în grosime a tulpinii și rădăcinii, a dus la apariția formelor *arborescente*; acestea la rândul lor au format *păduri* care au constituit noi habitate pentru organismele vegetale și animale, cu influențe asupra substratului și microclimatului. Întreaga structură și fiziologie a unei cormofite reprezintă o specializare treptată la condițiile mediului de uscat. Anumite procese fiziologice, precum asimilarea azotului din natură, au creat perspectiva evoluției prin formarea de micorize la peste 80% dintre plantele vasculare.

Multiplicarea seturilor de cromozomi – *poliploidia*, constituie o inovație, ce nu lasă fosile, dar care este asociată cu o mare radiație adaptativă a angiospermelor. Aproximativ 70% dintre graminee și 30-35% (eventual 50% după alte surse) dintre angiosperme sunt astăzi poliploide. Speciile poliploide dintr-un grup ocupă areale cu condiții extreme (regiuni arctice, montane, aride etc.), fiind mai rezistente decât speciile diploide de origine.

Principalele structuri sau procese fiziologice care au marcat evoluția organismelor unicelulare, a plantelor și a ciupercilor sunt prezentate în tabelul 3. La nevertebrate marile radiații adaptative au presupus realizarea unor structuri și funcții noi cu o importanță evolutivă deosebită, unele dintre acestea fiind legate și de schimbări majore în mediul de viață (Tab. 4). Aceste achiziții noi au fost ulterior diversificate și specializate în cadrul grupelor taxonomice mai mici. În istoria vertebratelor, principalele schimbări structurale și fiziologice sunt menționate în tabelul 5.

Schimbări structurale legate de modificarea comportamentului și a mediului de viață la vertebrate. Cele mai remarcabile inovații evolutive sunt cele care combină o schimbare majoră în comportament cu apariția de noi complexe structural-funcționale. Exemplele includ apariția amfibienilor, păsărilor, pterosaurilor sau cea a ichthyosaurilor. Ceea ce atrage mai mult atenția, în cazul acestor apariții, este raritatea formelor intermediare fosile.

În legătură cu originea amfibienilor se știe că aceștia provin din sarcopterigienii rhipidistieni, în Devonianul superior. Genuri la care scheletul prezintă apropieri de strămoșii amfibienilor sunt cunoscute din Devonianul mediu, aproximativ cu 15 milioane de ani înainte de apariția amfibienilor. Resturile peștilor rhipidistieni sunt destul de frecvente în depozitele Devonianului mediu și superior, dar nu se cunoaște nici o fosilă care să poată fi considerată intermediară între cele două grupe. Deși forma generală a corpului la

rhipidistieni şi amfibieni este distinctă, majoritatea elementelor scheletice sunt foarte asemănătoare, putând fi stabilite omologiile. Cu excepţia proporţiilor, craniul este asemănător în elementele sale de bază, aproape toate oasele prezente la amfibienii primitivi şi cele de la peşti, putând fi comparate. În ceea ce priveşte vertebrele, acestea constau, la ambele grupe, din piese centrale şi arcuri distincte; singura deosebire constă în apariţia zigapofizelor la amfibieni. În privinţa scheletului axial, cea mai semnificativă schimbare o reprezintă marea dezvoltare a coastelor (prezente însă la rhipidistieni). Schimbarea cea mai importantă, în cazul originii tetrapodelor, o reprezintă modificarea înotătoarelor perechi ale peştilor în membre. Chiar şi în această privinţă, cele două grupe sunt legate prin asemănări izbitoare. Toate elementele proximale ale membrelor sunt deja prezente la rhipidistieni, inclusiv structurile articulare dintre stilopod şi zeugopod (aceste articulaţii se pare că nu erau funcţionale la primele tetrapode, precum *Acanthostega*). Singura porţiune a scheletului care a suferit schimbări fundamentale a fost extremitatea distală a înotătoarei. Carpienele şi tarsienele distale, metapodiile şi falangele nu sunt omoloage cu vreun element scheletic al rhipidistienilor.

Dacă este considerat scheletul ca întreg, se constată numai schimbări asociate direct cu cerinţele impuse de susţinere şi locomoţia pe uscat. Prezenţa unor elemente axiale mari la înotătoarele perechi ale rhipidistienilor sugerează că înotătoarele puteau deja fi folosite pentru a susţine şi propulsa corpul, atunci când acesta era numai parţial susţinut prin flotabilitatea apei. Prezenţa nărilor interne dovedeşte că rhipidistienii puteau folosi oxigenul atmosferic, cu toate că prezentau arcuri branhiale, caracteristice peştilor. Majoritatea trăsăturilor care deosebesc tetrapodele Paleozoicului superior de rhipidistieni au evoluat *după* ce aceştia au schimbat habitatul acvatic cu unul terestru.

Cel puţin câteva feluri de rhipidistieni s-ar fi putut adapta la viaţa în ape puţin adânci, cu ieşiri ocazionale pe uscat. Pe de altă parte, primii amfibieni (ichthyostegide) au reţinut o coadă asemănătoare peştilor (cu radii osoase), şi este aproape sigur că se reproduceau în apă, aşa cum procedează majoritatea amfibienilor actuali. Totuşi, forma corpului la cele două grupe sugerază diferenţe semnificative de comportament. Rhipidistienii erau animale obligatoriu acvatice, incapabile de o locomoţie terestră efectivă, în timp ce ichthyostegidele erau capabile de locomoţia terestră (precedată, se pare, de o locomoţie pe fundul apei). Dacă formele intermediare între rhipidistieni şi amfibieni ar fi fost comune sau larg răspândite, resturile lor ar fi fost aproape sigur descoperite în depozitele cel mai bine cercetate ale Devonianului mediu şi superior. Se poate atribui absenţa lor pe seama oportunităţilor adaptative limitate de care dispun organismele în mediul de trecere.

Tabelul 3. Principalele schimbări structurale şi fiziologice apărute în evoluţia organismelor unicelulare, fungilor şi plantelor

1. Trăsături legate de perfecţionarea structurală şi funcţională a organismului unicelular	- fixarea azotului molecular de către procariote; - apariţia procesului de fotosinteză; - hrănirea prin fagocitoză; - apariţia celulei eucariote prin endosimbioză; - apariţia meiozei şi a reproducerii sexuate; - dezvoltarea unui perete celular celulozic;
2. Trăsături asociate cu apariţia talofitelor	- apariţia corpului vegetativ pluricelular
3. Trăsături asociate cu apariţia cormofitelor	- apariţia cuticulei epidermice; - apariţia organelor vegetative specializate; - apariţia gametangilor cu pereţi pluricelulari la unele alge verzi; - apariţia stomatelor; - apariţia ligninei şi dezvoltarea ţesuturilor; conducătoare şi mecanice; - apariţia meristemelor secundare şi creşterea în grosime; - apariţia cormului arborescent;
4. Trăsături asociate cu apariţia spermatofitelor	- reducerea gametofitului şi reţinerea lui în sporofitul mult dezvoltat; - apariţia florii din modificarea sporangilor; - apariţia seminţei;
5. Trăsături asociate cu apariţia angiospermelor	- apariţia ovarului şi a fructului; - apariţia dublei fecundaţii şi a endospermului secundar; - apariţia învelişului floral;
6. Trăsături asociate cu reproducerea spermatofitelor	- apariţia sifonogamiei la unele gimnosperme şi la angiosperme; - polenizarea prin insecte la angiosperme;
7. Trăsături asociate cu extinderea capacităţii de adaptare la diverse medii de viaţă a cormofitelor	- dezvoltarea în cicluri anuale a plantelor ierboase; - dezvoltarea reproducerii vegetative la unele plante; - fixarea azotului prin micorize; - poliploidia angiospermelor; - apariţia cormofitelor acvatice;
8. Trăsături asociate cu apariţia fungilor	- apariţia nutriţiei heterotrofe absorbtive (saprofită, parazită); - apariţia unui perete celular ce conţine chitină; - apariţia celulelor (hife) dicarionte (n+n);
9. Trăsături asociate cu evoluţia prin simbioză	- micorizele – asociaţii între rădăcinile plantelor şi unele specii de fungi din sol; - simbioza dintre plantele leguminoase şi unele bacterii fixatoare de azot (*Rhizobium*); - apariţia lichenilor prin simbioza dintre alge şi fungi.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Tabelul 4. Principalele schimbări structurale şi fiziologice apărute în evoluţia nevertebratelor

1. Trăsături asociate cu mişcarea	- apariţia organitelor de mişcare (flageli, cili, pseudopode);
2. Trăsături asociate cu funcţia de protecţie şi supravieţuirea în condiţii extreme la protozoare	- dezvoltarea de formaţiuni scheletice interne şi externe;
3. Trăsături asociate cu nutriţia protozoarelor	- apariţia nutriţiei heterotrofe, fagotrofe şi osmotrofe;
4. Trăsături asociate cu reproducerea protozoarelor	- apariţia gamogoniei izo-, hetero- şi anizogame; cicluri reproductive cu alternanţă de generaţii asexuate şi sexuate;
5. Trăsături asociate cu menţinerea echilibrului osmotic la protozoare	- apariţia vacuolelor pulsatile;
6. Trăsături asociate cu apariţia metazoarelor	- apariţia individului pluricelular; diferenţierea de ţesuturi, organe, aparate şi sisteme; - apariţia autoreglării pe cale hormonală şi nervoasă; - reproducerea sexuată obligatorie;
7. Trăsături asociate cu funcţiile de relaţie	- apariţia sistemului nervos; - dezvoltarea organelor de simţ;
8. Trăsături asociate cu organizarea generală a corpului	- apariţia primelor două foiţe embrionare, ectodermul şi endodermul; - apariţia mezodermului, a simetriei bilaterale şi a capului; - apariţia celomului; - apariţia deuterostomienilor;
9. Trăsături asociate cu funcţia de hrănire	- apariţia cavităţii digestive şi a digestiei extracelulare;
10. Trăsături asociate cu funcţia de respiraţie	- apariţia branhiilor la formele acvatice; apariţia traheilor la formele terestre;
11. Trăsături asociate cu funcţia de circulaţie	- apariţia aparatului circulator închis la nemerţieni şi anelide;
12. Trăsături asociate cu funcţia de excreţie	- apariţia protonefridiei la plathemінţi; apariţia metanefridiei la celomate;
13. Trăsături asociate cu funcţia de reproducere	- apariţia stadiului pupal la insecte; - dezvoltarea directă prin reducerea metamorfozei la cefalopode şi unele artropode;
14. Trăsături asociate cu protecţia corpului	- cochilia calcaroasă de la moluşte; dezvoltarea exoscheletului chitinos la artropode; scheletul dermic, calcaros, de la echinoderme;
15. Trăsături asociate cu mişcarea	- apariţia musculaturii striate; - apariţia apendicelor articulate la artropode; - apariţia aripilor şi a locomoţiei prin zbor la insecte;
16. Trăsături asociate cu viaţa în diferite medii	- polimorfismul unor forme coloniale sau parazite; închistarea şi viaţa latentă.

Tabelul 5. Principalele schimbări structurale şi fiziologice apărute în evoluţia vertebratelor

1. Trăsături asociate cu originea vertebratelor	- apariţia planului de organizare a cordatelor (notocord, epineurie, faringotremie, coadă musculară postanală); - dezvoltarea crestei neurale şi a derivatelor sale; - apariţia creierului şi a organelor de simţ perechi; - apariţia osului (care a apărut separat în mai multe linii evolutive);
2. Trăsături asociate cu originea gnatostomatelor	- apariţia fălcilor; - apariţia dinţilor cu un model de înlocuire regulată; - apariţia înotătoarelor perechi; - apariţia vezicii înotătoare la peştii osoşi;
3. Trăsături asociate cu originea grupelor de tetrapode	- apariţia membrelor la amfibieni; - apariţia oului amniotic; - apariţia unui sistem de transmisie a vibraţiilor sonore în urechea squamatelor, archosaurilor, chelonienilor şi mamiferelor; - bolta palatină la crocodilieni şi sinapside; - pierderea membrelor la aïstopode, cecilieni şi şerpi; - adaptarea secundară la viaţa acvatică a mesosaurilor, ichthyosaurilor, nothosaurilor, placodontelor, mosasaurilor, cetaceelor şi sirenienilor;
4. Trăsături asociate cu originea zborului	- apariţia aripilor la pterosauri, păsări şi chiroptere; - constituirea sistemului respirator avian; - endotermia păsărilor; - ecolocoţia la chiroptere;
5. Trăsături asociate cu originea mamiferelor	- endotermia mamiferelor; - părul; - glandele mamare; - molarii tribosfenici şi ocluzia dentară precisă; - trofoblastul de la placentare.

Membrele, parţial evoluate, de tetrapode ar fi apărut practic numai în ape puţin adânci, unde selecţia a fost orientată mai ales pentru mişcarea corpului, atunci când trunchiul şi coada nu puteau asigura o înaintare efectivă împotriva apei. Acest stadiu de tranziţie între peşti şi amfibieni s-ar fi putut derula foarte rapid la nivelul unor populaţii mici, susceptibile de extincţie. Pe de altă parte, evoluţia putea fi încetinită printr-o contra-selecţie, care continua să acţioneze în sensul conservării structurii de înotătoare, necesară în apă până când amfibienii ancestrali s-au angajat comportamental şi au fost capabili structural să petreacă o perioadă mai lungă de timp pe uscat.

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Originea zborului la păsări oferă un exemplu deosebit de schimbare majoră în modul de viață, care a fost însoțită de modificări foarte limitate ale scheletului. *Archaeopteryx*, din Jurasicul superior, reprezintă un stadiu foarte incipient în evoluția zborului avian. În privința scheletului, *Archaeopteryx* este mai primitivă decât oricare altă pasăre dar structura penelor și modul lor de aranjare pe aripă sunt strict aviene. Singurul element de progres al scheletului, față de cel al micilor dinosauri theropozi, este o creștere proporțională în mărime a membrelor anterioare. Majoritatea schimbărilor scheletice ce caracterizează toate păsările moderne au apărut *după* schimbarea comportamentului.

Descoperirea penelor în asociație cu scheletul la majoritatea exemplarelor de *Archaeopteryx* constituie un fapt întâmplător ce ține de modul de fosilizare în calcarele fine litografice. Penele, care se consideră, în general, că sunt structuri omoloage solzilor reptilieni, au fost descoperite și la unii dinosauri theropozi din Cretacicul inferior: celuridul *Sinosauropteryx*, maniraptorii *Protarchaeopteryx* și *Caudipteryx*, therizinosaurul *Beipiaosaurus*, dromeosaurii *Sinornithosaurus* și *Microraptor* (China) și, posibil, la alvarezsauridul *Shuvuuia* (Mongolia), care prezintă structuri asemănătoare penelor. Penele au servit la protecție și la limitarea pierderilor de căldură (termoreglare) cu mult timp înainte de a fi folosite ca elemente ale aripii.

Factorul cheie care a stat la originea păsărilor ca animale zburătoare a fost, probabil, o schimbare de comportament în ceea ce privește folosirea membrelor anterioare. Modelul anatomic prezent la *Archaeopteryx* a evoluat deja la dinosaurii theropozi. Singura schimbare structurală care trebuie să fi însoțit schimbarea de comportament de la mici dinosauri terestri sau arboricoli, la păsări zburătoare a fost o creștere în mărime a penelor asociată cu o suprafață incipientă de zbor. Alte tranziții, precum cele între thecodontele evoluate și pterosauri, sau cele care au condus la apariția ichthyosaurilor sau chiropterelor, par a fi mult mai problematice deoarece lipsesc formele de origine. Ca și în cazul originii tetrapodelor, aceste tranziții s-ar fi realizat în perioade de ordinul a cel puțin 10 milioane de ani.

În toate aceste exemple, evoluția implică, în mod primar, acele elemente ale scheletului care au fost asociate specific cu schimbarea de habitat. În cazul amfibienilor, păsărilor și ichthyosaurilor, majoritatea trăsăturilor anatomice caracteristice reprezentanților avansați au evoluat după schimbarea de habitat. Pe de altă parte, chiropterele eocene timpurii au fost aproape la fel de evoluate ca și speciile actuale. În exemplele de mai sus sunt ilustrate unele schimbări scheletice la scară mare ce presupun schimbări de habitat și pentru care există anumite dovezi fosile. Majoritatea schimbărilor morfologice implică structuri care pot funcționa într-o stare intermediară sau în moduri diferite în ambele habitate.

Alte exemple de schimbări de habitat sunt date de cazurile fosile în care sunt cunoscute cel puțin câteva stadii intermediare. Numeroase linii de crocodilieni acvatici au evoluat din strămoşi tereştri sau semiacvatici, şi sunt cunoscute numeroase forme intermediare ale lor. Tranziția între sfenodontidele terestre şi pleurosaurii acvatici, şi cea între şopârlele varanoide şi mosasauri, presupune doar schimbări progresive ale proporțiilor elementelor scheletice ale membrelor. În fapt, adaptarea la un mod de viață acvatic se poate realiza în lipsa oricărei modificări scheletice perceptibile. Acest fenomen ar fi greu de demonstrat pe baza resturilor fosile, dar el se poate evidenția la iguanidele marine moderne, care depind de algele subacvatice pentru a se hrăni, petrecând mult timp în apă din acest motiv. La aceste iguanide nu există diferențe anatomice şi fiziologice semnificative față de iguanidele terestre.

Aceste exemple arată că schimbările majore în habitat pot fi inițiate primar printr-o *modificare de comportament*, fără nici o schimbare de ordin anatomic sau fiziologic. Animale precum crocodilii şi iguanidele, care sunt capabile de înot şi hrănire în apă, prezintă avantaje în privința găsirii mai rapide a hranei şi în evitarea prădătorilor sau competitorilor tereştri. O dată ce hrănirea şi locomoția în apă au devenit factori importanți în supraviețuire, selecția va acționa în direcția perpetuării trăsăturilor structurale şi funcționale care sunt mai avantajoase în noul habitat. Un rol important în evoluție îl are *norma de reacție* adică variația de expresie fenotipică a aceluiaşi genotip în funcție de condițiile de mediu. Asemenea schimbări pot apărea fără un proces de speciație, şi nu necesită o revoluție genetică.

Comportamentul constituia o cauză importantă a transformării evolutive şi în concepția lui Lamarck dar era altfel explicat (mecanicist şi nu selectiv). Mayr (1974) consideră că o schimbare de comportament (adaptarea la un nou fel de hrană, o răspândire mare) poate produce presiuni selective care să ducă la modificări evolutive. Există motive să se creadă că schimbările de comportament au fost implicate în cele mai mari inovații ale evoluției.

Schimbări adaptative majore

Marile radiații adaptative au fost asociate cu schimbări majore ale modului şi mediului de viață şi/sau cu apariția de structuri şi funcții noi. Aceste procese, pe care le tratăm aici separat, s-au desfăşurat concomitent şi în interdependență.

Schimbări adaptative asociate cu schimbări majore ale modului şi mediului de viață. În această categorie intră schimbările ce au marcat apariția cormofitelor, insectelor, tetrapodelor, amniotelor, pterosaurilor, păsărilor, chiropterelor precum şi cele care s-au adaptat, în mod secundar, la un anumit mediu

de viață: ichthyosaurii, sauropterygienii, cetaceele, sirenienii și altele (la viața acvatică).

Schimbări adaptative majore asociate cu apariția de structuri și funcții noi. Aici se poate cita apariția mamiferelor, proces care a presupus acumulări treptate de caractere noi în linia amniotelor synapside fără schimbări radicale în mediul de viață. Tocmai din această cauză este deosebit de dificilă separarea synapsidelor cele mai avansate de primele mamifere (diferența dintre cele mai apropiate forme ale celor categorii este de gen și nu de clasă – a se vedea și comentariul legat de problema formelor intermediare și delimitarea taxonilor superiori, pg. 362). Caracterul important în această distincție este pătrunderea pătratului în urechea medie la mamifere și pierderea rolului pe care-l avea în articularea fălcii inferioare la craniu.

Un alt exemplu îl reprezintă apariția teleosteenilor în cadrul peștilor osoși, prin acumularea treptată de caractere noi osteologice, perfecționarea mecanismului de acționarea a fălcilor, dezvoltarea vezicii înotătoare (există însă și posibilitatea ca aceste trăsături să se fi acumulat în cadrul a mai multe linii apropiate, deci polifiletic). De asemenea, apariția planurilor generale ale moluștelor, anelidelor, artropodelor, cordatelor, vertebratelor, gnatostomatelor, gimnospermelor, angiospermelor constituie exemple de schimbări adaptative majore asociate cu apariția de structuri și funcții noi.

Structuri și funcții noi au apărut și la grupele care au realizat schimbări majore ale modului și mediului de viață: amfibienii, pterosaurii, păsările, chiropterele, inclusiv la cele care s-au adaptat, în mod secundar, la viața acvatică (ichthyosaurii, sauropterygienii, cetaceele, sirenienii și altele).

„Fosilele vii"

Constrângerile generate de factorii fizici limitativi ai mediului, constrângerile filogenetice și cele impuse de structură și funcție sau de procesele dezvoltării ne-am aștepta să acționeze într-un mod asemănător în toate liniile evolutive din cadrul unui grup taxonomic care prezintă caracteristici structurale și comportamentale asemănătoare. Este însă greu de explicat de ce unii reprezentanți ai majorității grupelor principale au evoluat mult mai încet, prezentând o diversitate mult mai redusă, decât alte forme înrudite.

Darwin a formulat termenul de „fosilă vie" pentru speciile care prezintă caractere de primitivitate, și care au înregistrat rate scăzute de evoluție. În general, se definește ca „fosilă vie" o specie veche care a supraviețuit până în prezent cu un minimum de schimbări morfologice.

Sub termenul de „fosilă fie" pot fi însă recunoscute mai multe categorii de organisme (Schopf, 1984):

1. Specii care reprezintă ultimii reprezentanți ai unui grup aflat în procesul de extincție. De exemplu, celacantul *Latimeria* este ultimul reprezentant al peștilor crosopterigieni, multe dintre caracteristicile sale scheletice fiind comune cu cele ale celacanților din Cretacic.

2. Persistența în biota actuală a reprezentanților primitivi din cadrul unor grupe moderne, grupe ce au suferit schimbări evolutive importante în istoria lor. De exemplu, tupaidele (placentare din Ordinul Scandentia) și *Didelphis* (marsupial poliprotodont) păstrează caractere anatomice asemănătoare cu cele ale therienilor din Cretacicul superior, în timp ce rudele lor moderne, placentare, respectiv marsupiale, au suferit ample radiații adaptative. Tapirii dintre perisodactile, sau tragulidele dintre artiodactile, sunt alte exemple de „fosile vii" din această categorie.

3. Specii sau genuri care au supraviețuit un lung interval de timp geologic. De exemplu veverița *Sciurus* (Ordinul Rodentia) și macroscelidul *Rhynchocyon* (ordinul Macroscelidea) sunt cunoscute din Miocen și prezintă puține schimbări morfologice de-a lungul a 15–20 milioane ani (Emry și Thorington, 1984, Novacek, 1984). Mai mult, macroscelidele conservă numeroase trăsături comune la cele mai primitive placentare, putând fi încadrate și în categoria a doua. Pe de altă parte, sciuridele sunt astăzi comune și larg răspândite și nu prezintă trăsături scheletice arhaice; din acest motiv, ele nu corespund cu celelalte criterii privind „fosilele vii", deși prezintă o longevitate relativ mare.

Se presupune că „fosilele vii" au evoluat foarte lent, dar puține dintre ele prezintă forme fosile cunoscute, astfel că este dificil de stabilit rata de evoluție. De exemplu, *Sphenodon* și *Latimeria* nu se cunosc în stare fosilă, iar un gen arhaic, *Didelphis*, nu are fosile mai vechi decât Pleistocenul.

„Fosilele vii" sunt, în general, recunoscute pe baza unui număr limitat de caractere anatomice. Atunci când sunt studiate și caracterele organelor moi și cele fiziologice, deseori se descoperă că speciile respective sunt la fel de avansate ca și alte genuri cu evoluție progresivă mai uniformă. De exemplu, brachiopodul din genul *Lingula* se consideră a fi o „fosilă vie" veche de 450 m.a. Dar cochilia de *Lingula* prezintă foarte puține caractere de diagnoză descriptibile și este posibil să existe diferențe în structura corpului moale ce nu pot fi studiate la formele fosile. Există și cazuri inverse. Ornitorincul și echidna sunt considerate cele mai primitive mamifere actuale pe baza modului lor de reproducere, dar craniul lor are o structură înalt specializată (prezintă un amestec „în mozaic" de caractere primitive și derivate).

Ca urmare, termenul de „fosilă vie" nu este clar definit. Schopf (1984) propune următoarea definiție: *„fosila vie" este un reprezentant modificat*

morfologic relativ puțin, dintr-o linie evolutivă relativ arhaică și cu puțini reprezen-tanți actuali. Această definiție cumulează cerințele expuse mai sus.

O „fosilă vie" înregistrează puține schimbări ale caracterelor într-o perioadă mare de timp ca urmare a viețuirii într-un mediu stabil; așa s-ar putea explica staza din evoluția (braditelică după Simpson, 1944) genurilor *Nautilus* sau *Latimeria*. Pe de altă parte, stabilitatea poate fi datorată mai ales capacității de adaptare la perturbațiile mediului fără a se realiza schimbări structurale. De exemplu, salamandra *Plethodon* a supraviețuit peste 60 de milioane de ani pe baza unui comportament și plasticitate ecologică deosebite (hrană variată, habitate diferite). De evidențiat este faptul că schimbările morfologice, reduse la acest gen, nu sunt corelate cu o rată scăzută a speciației genului (cum ar fi de așteptat), ci dimpotrivă, cu o rată susținută a speciației, în fauna actuală fiind cunoscute 26 de specii de salamandre din genul *Plethodon*. Acest fapt contrazice punctul de vedere al „teoriei echilibrului punctat", susținut de S. Stanley, conform căruia schimbările morfologice ridicate sunt asociate cu cladogeneza.

În general, o „fosilă vie" este un reprezentat al unei flore sau faune care a dispărut de mult. Arhebacteriile metanogene aparțin mediului arhaic anoxic, genurile *Lingula* (brachiopod) și *Nucula* (bivalv) aparțin faunei paleozoice, *Sphenodon* (reptilă), *Hexanchus* (rechin), *Latimeria* (pește crosopterigian) aparțin faunei mesozoice, iar *Tapirus* (perisodactil) și *Okapia* (artiodactil), celei terțiare (a se vedea și vol. I, pg. 43-44).

Extincțiile

Termenul de *extincție* poate desemna două evenimente evolutive distincte: terminarea unei linii evolutive fără descendenți, și trecerea acesteia într-o specie diferit recunoscută ca urmare a evoluției filetice (*pseudoextincție*). De asemenea, taxonii pot dispărea numai local (extincție regională ca în cazul genului *Equus,* în Pleistocenul superior din America de Nord) sau din toate regiunile. Unitățile supuse extincției sunt *speciile* dar, la nivel general, se poate vorbi și de extincții ale unităților sistematice superioare (genuri, familii, ordine, clase etc.), ca evenimente ale macroevoluției.

Există două tipuri generale de extincții: cele care decurg din procesul evolutiv, numite extincții „de fond" sau „normale" și extincții care nu par a fi rezultatul unor procese evolutive, deoarece au loc într-un timp scurt sau foarte scurt și cuprind numeroase specii din grupe sistematice și medii de viață foarte diferite, numite *extincții în masă.*

Cauzele extincțiilor. Extincția la nivel de specie este în mod evident un rezultat inevitabil al evoluției ca schimbare. Este un fapt normal ca noile apariții de specii, ce constituie mersul înainte al evoluției, să presupună eliminarea

altora. La speciile actuale, studiul extincției a arătat existența unei determinări locale a procesului. Probabilitatea extincției pare a fi legată, în cea mai mare măsură, de mărimea populației și de aria ei de răspândire (Diamond, 1984). Extincția este mai probabilă la specii cu populații mici care ocupă arii geografice limitate (insule, păduri etc.). Mărimea populației este asociată cu nivelul trofic și talia corporală, astfel încât marile carnivore, de exemplu, sunt cele mai expuse la extincție iar micile erbivore, cel mai puțin. Aceste observații sugerează că, pentru intervale scurte de timp, în arii geografice limitate, mai importanți în determinarea probabilității extincției sunt factorii *stochastici* (factori ce se manifestă întâmplător descriși pe cale statistico-probabilistică) ai dinamicii populației, și mai puțin prădătorismul, competiția sau schimbările fizice ale mediului. Extincția unui număr de genuri cu morfologie asemănătoare sugerează anumite cauze de mediu comune. Se apreciază că există două categorii de factori ai extincției: interacțiunea interspecifică, în special competiția, și schimbări în mediul fizic înconjurător.

Înlocuirea succesivă a grupelor care populează aceeași arie geografică și utilizează aceleași resurse se explică prin competiție. Acțiunea competiției, ca factor de extincție, este greu de demonstrat la speciile actuale, cu atât mai puțin la cele fosile. Este greu de stabilit că două specii din Paleozoic sau din Mesozoic au ocupat același spațiu și s-au succedat una alteia în timp imediat. Chiar și pentru speciile recente, plio-pleistocene, de *Australopithecus* și *Homo* este greu de stabilit acest lucru (Walker, 1984). Sunt cazuri în care extincția se poate pune pe seama competiției. Un astfel de exemplu îl poate constitui extincția tuturor ungulatelor sud-americane în urma invaziei competitorilor nord-americani la sfârșitul Pliocenului (asupra acestui eveniment sunt și păreri opuse; a se vedea și comentariul din vol. III, pg. 371-372).

Extincțiile la scară mare, care au cuprins numeroase elemente de faună, pot fi rezultatul unor modificări ale condițiilor mediului fizic. Extincția faunei bogate de primate în zona temperată nordică, după Eocen, a fost pusă pe seama unei răciri treptate, ce a dus la dispariția marilor păduri tropicale. Schimbările în fauna terestră din America de Nord de la sfârșitul Terțiarului sunt asociate cu înlocuirea pădurilor cu stepa, care oferea noi condiții mamiferelor ce pasc.

Documentele fosile sunt suficient de complete pentru Neozoic, cel puțin în Europa și America de Nord, pentru a stabili adevărata distribuție spațială și temporală a majorității genurilor. Pe baza acestor date, majoritatea extincțiilor poate fi pusă pe seama unor cauze asemănătoare celor identificate pentru fauna actuală, deși schimbările de climă și ale nivelului mării au fost mult mai mari în trecut. Cele mai dramatice schimbări recente ale mediului, cauzate de avansarea episodică a calotei glaciare continentale în timpul Pleistocenului, au modificat

distribuția geografică a multor specii. Multe alte specii au dispărut la sfârșitul Pleistocenului datorită restrângerii condițiilor arctice.

Considerațiile sistematice asupra extincțiilor din timpul Paleozoicului și Mesozoicului sunt mult mai greu de făcut. Secvențele fosilifere incomplete dau aparența unor extincții la scară mare. Deoarece majoritatea organismelor sunt, în mod obișnuit, asociate cu condiții particulare de mediu, resturile lor sunt găsite, de regulă, în sedimente asemănătoare. Când condițiile geologice se schimbă, grupele dispar, în mod frecvent, din documentele fosile. Dispariția lor poate reflecta o extincție locală, deoarece o anumită specie sau chiar o faună întreagă pot migra în regiuni mai favorabile, care să nu fie reprezentate în documentele fosile.

În domeniul marin, extincții la scară mare au avut loc în următoarele timpuri (cifrele indică apogeul extincției): Permian (248 – Dzhulfian), Triasic (243 – Olenekian; 219 – Norian), Jurasic (194 – Pliensbachian; 175 – Bajocian; 163 – Callovian; 144 – Tithonian;), Cretacic (125 – Hautevirian; 91 – Cenomanian; 65 – Maastrichtian), Eocen superior (38), Miocen mediu (11,3) (Carroll, 1988). Cea mai dramatică extincție în domeniul marin s-a înregistrat la sfârșitul Permianului; ea a cuprins 95% din speciile de non-vertebrate și mai mult de jumătate din familii.

Cu excepția extincției de la sfârșitul Cretacicului nu există dovezi puternice care să indice un fenomen catastrofic de origine cosmică. Un alt factor de extincție la scară mare, apărut în Pleistocen, este răspândirea mondială a omului modern. Încă sunt dispute cu privire la cât de mare a fost rolul omului în ultima mare extincție, de la sfârșitul Pleistocenului. Această extincție a implicat în primul rând mamiferele mari, cele ce cântăresc mai mult de 44 kg (Martin și Wright, 1967; Martin și Klein, 1984). Au dispărut atunci, în America de Nord, 78 de specii, 37 de genuri și 7 familii. Martin (1984) pune această extincție, de acum 11000 de ani, și pe seama pătrunderii, în aceste timpuri, a omului în America.

Webb (1984) consideră însă că aceste dispariții au la bază, în primul rând, factori climatici. Totuși, omul se face răspunzător direct de unele extincții din timpurile istorice: pasărea Dodo (*Didus ineptus*) din insulele Mauritius (Oceanul Indian), pasărea Moa (*Dinornis maximus*) din Australia, lupul marsupial (*Thylacinus cynocephalus*) din Tasmania, vaca de mare (*Hydrodamalis gigas* = *Rhytina stelleri*) din Pacificul de Nord, porumbelul migrator (*Ectopistes migratorius*) din America de Nord și multe altele. Peste 150 de specii de vertebrate au dispărut numai în ultimii 300 de ani (Day, 1981).

Cauzele presupuse ale extincțiilor în masă din diferite timpuri geologice sunt discutate în subcapitolele ce urmează.

Extincțiile în masă

Extincțiile în masă pot fi, în general, definite ca scăderi mari la scară globală, rapide din punct de vedere geocronologic, în diversitatea organismelor. Ele se caracterizează ca având o amploare substanțială și manifestare globală, efect taxonomic vast, și, relativ, o durată scurtă.

Un aspect al extincțiilor în masă este acela că nu toate disparițiile au avut un caracter aparent brusc. De exemplu trilobiții, care dispar în cadrul extincției permiene, erau într-un declin progresiv început la limita Cambrian superior – Ordovician inferior (după o revenire modestă în Devonian). În general, este acceptat că extincții *majore* au avut loc în Precambrianul terminal, Cambrianul superior, Ordovicianul superior, Devonianul superior, Permianul superior, Triasicul superior, Cretacicul superior, la limita Eocen – Oligocen, și în Pleistocenul superior. Dintre acestea, cinci sunt considerate „extincții în masă" și anume cele de la sfârșitul perioadelor Ordovician, Devonian, Permian, Triasic și Cretacic.

Datele procentuale privind familiile, genurile sau speciile marine dispărute (Fig. 184) sunt relative și orientative, acestea fiind calculate pe baza datelor disponibile la un moment dat și în funcție de anumite remanieri sistematice, care pot face „să apară" sau „să dispară" dintr-o dată anumiți taxoni superiori (de exemplu familii sau ordine delimitate prin sciziunea sau fuziunea altor familii sau ordine).

Extincția din Precambrianul superior. Acum dispar prototipuri morfologice care nu au continuat în Phanerozoic (de tip fauna de Ediacara). Cauzele extincției sunt complexe și includ o vastă regresiune marină, stres al mediului fizic (circulație marină restricționată, deficiență în oxigen) și stres biologic (dezvoltarea prădătorismului).

Extincția din Cambrianul superior. Această extincție a cuprins numeroși trilobiți și toate archaeocyathele. Cauza extincției se presupune a fi afectarea habitatelor ca urmare, probabil, a creșterii nivelului mării. Extincția cambriană este însă eclipsată de o intensă și rapidă diversificare taxonomică produsă în Cambrianul inferior (fauna tommotiană), cunoscută sub denumirea de „explozia cambriană".

Extincția din Ordovicianul superior. Cuprinde grupe principale precum: trilobiți, brachiopode, graptoliți, echinoderme, conodonte, corali și briozoare. În domeniul marin dispar 61% dintre genuri și 85% dintre specii. Cauzele acestei extincții sunt legate de creșterea și reducerea calotei glaciare gondwaniene, urmată de o perioadă susținută de stabilitate a condițiilor de mediu.

Extincția din Devonianul superior (Frasnian-Famennian). Dispar acum comunități întinse de organisme recifale, cuprinzând 21% din toate familiile de organisme marine, în special din grupele următoare: corali, brachiopode, bivalve, ammonoidee, spongieri, majoritatea agnatelor, peștii placodermi, numeroase familii de acantodieni și pești osoși, fitoplancton. Din cele 70 familii de agnate și pești, cunoscute în prezent din Devonianul superior, 51 au dispărut în următorii 15 m.a. (73%); numai 17 familii (24%) au supraviețuit în Carbonifer (Benton, 2000). În domeniul marin dispar 55% dintre genuri și 82% dintre specii.

Devonianul a mai cuprins și unele extincții minore. La sfârșitul Devonianului inferior dispar o serie de ostracodermi (cyathaspide, galeaspide, acanthothoracide și altele), iar în Devonianul mediu dispar alte agnate, unii placodermi (petalichthyde și alte familii) și unii acanthodieni. Cauzele extincției de la sfârșitul Devonianului ar putea consta într-o răcire globală asociată cu (sau care a cauzat ?) o scădere, la scară geografică mare, a conținutului de oxigen din mările epicontinentale.

Extincția din Permianul superior. Dispar aproximativ 57% de familiile de organisme marine, în special cele de la latitudini joase. Recifele sunt exterminate. Taxonii superiori dispăruți cuprind trilobiții, tetracoralii, majoritatea coralilor tabulați, eurypteridele (gigantostraceii). Pierderi majore se înregistrează și în următoarele grupe: foraminifere, crinoidee, briozoare, brachiopode, bivalve, gastropode, ammonoidee, ostracode, pești. În domeniul marin dispar 84% dintre genuri și 96% dintre specii, ce includ 50% dintre nevertebratele marine.

Pe uscat dispar 27 de familii de tetrapode, în special amfibieni și reptile mamaliene. Din 48 familii de tetrapode care existau în ultimii 5 m.a. ai Permianului (Tartarian), 36 au dispărut (75%). Aceasta include 10 familii de tetrapode bazale (în special antracosauri), captorhinide, milleretide și pareiasauri, precum și younginide, și 17 familii de therapside, ce cuprind gorgonopsieni, ultimii dinocefalieni, majoritatea dicynodonților și numeroase familii de mici insectivori. Au supraviețuit numai 12 familii de tetrapode (Benton, 2000). Familiile dispărute cuprind o varietate mare de tipuri ecologice de la forme mici la forme mari, de la carnivore la erbivore; evenimentul a cuprins tetrapodele din toată lumea.

Cauzele extincției permiene. Explicațiile gradualiste ale extincției de la sfârșitul Permianului se referă la realizarea unității supercontinentului Pangaea, care a redus întinderea relativă a mediilor costale, ce cuprindeau o varietate de habitate. Altă ipoteză se referă la o scădere a temperaturilor în Permianul superior, asociată cu o regresiune marină vastă și reducerea suprafețelor mărilor calde, puțin adânci, ceea ce a dus la extincția grupelor de climă caldă. Există și o

ipoteză privind o cauză catastrofică, şi anume impactul cu un asteroid, dar nu sunt dovezi convingătoare în acest sens. Există însă dovezi asupra unor erupţii vulcanice masive de lave bazaltice în Siberia, pe parcursul unui milion de ani, la limita Permian – Triasic (-250 m.a.). Erupţiile au degajat în atmosferă volume uriaşe de gaze, precum CO_2 şi SO_2, care au dus la schimbări climatice majore.

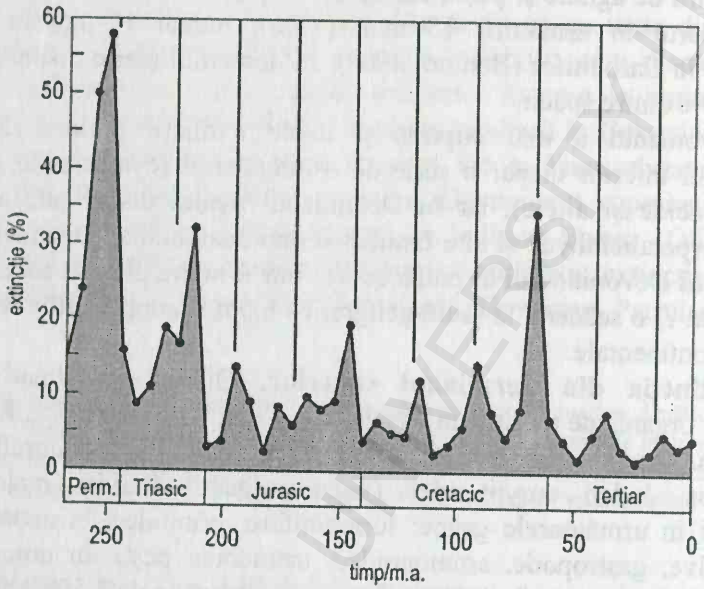


Fig. 184. Procentajul extincţiilor genurilor de animale marine, începând cu mijlocul Permianului până în Actual. Numărul total de genuri reprezentate este de 10383 din care 6350 sunt dispărute (după P. Sheldon şi P. Skelton, 1994).

Extincţia din Triasicul superior. La sfârşitul Triasicului se înregistrează pierderi majore în următoarele grupe: cefalopode (58 familii intră în extincţie, cu deosebire ammonoideele, o singură familie dintre acestea supravieţuind în Jurasic), gastropode, brachiopode, bivalve, spongieri, diferite reptile marine (placodonte, nothosauri şi altele). Conodontele intră şi ele în extincţie. În domeniul marin dispar 47% dintre genuri şi 76% dintre specii. Pe uscat dispare majoritatea genurilor de reptile mamaliene (therapside), thecodontele, stegocefalii (descoperiri recente semnalează stegocefali în Cretacicul inferior – a se vedea vol. III, pg. 133) şi numeroase familii de insecte. Dispariţiile de la sfârşitul Triasicului se pare că au fost eşalonate în trei etape succesive şi apropiate. Cauzele extincţiei sunt puse pe seama unor schimbări climatice legate, probabil, de regresiunile marine.

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Extincția din Cretacicul superior. La sfârșitul Cretacicului dispar definitiv amoniții, belemniții (marea majoritate), bivalvele pachiodonte și inoceramide, marile reptile marine (plesiosaurii, mosasaurii; ichthyosaurii fiind deja dispăruți de 20-30 m.a.), pterosaurii și dinosaurii. Pierderi importante au suferit următoarele grupe: foraminiferele planctonice, nanoplanctonul calcaros, cu precădere cocolithophoridalele și radiolarii, brachiopodele, gastropodele, echinoideele, briozoarele, spongierii, gimnospermele. În domeniul marin dispar 47% dintre genuri și 76% dintre specii (același valori ca și la Triasic). Grupe aparent puțin afectate au fost: coralii (reprezentați în special prin hexacorali), amfibienii, crocodilii, șerpii, chelonienii, păsările, mamiferele placentare (marsupialele au suferit pierderi mai mari). Angiospermele, cele arborescente, au suferit pierderi considerabile, mai ales în Emisfera Nordică.

Rate ale extincției vertebratelor la limita K/T, pe grupe principale, sunt prezentate în tabelul 6. Cele mai mari rate ale extincției le-au suferit dinosaurii, pterosaurii și plesiosaurii (100%), precum și păsările și marsupialele (75%). Pierderi mai mici au suferit crocodilienii (36%) și chelonienii (27%). Grupele de vertebrate cel mai puțin afectate au fost peștii, amfibienii, șopârlele și șerpii, mamiferele primitive și placentare, toate mai puțin de 15%, valoare ce nu diferă de extincțiile normale „de fond".

De notat este faptul că multe din cele 64 familii de vertebrate care dispar în Maastrichtian (Tab. 6) sunt reprezentate printr-o singură specie dintr-o singură localitate. De exemplu, din cele 21 de familii de dinosauri care dispar în Maastrichtian, două sunt cunoscute pe baza unui singur exemplar. O altă problemă este că 8 din cele 21 de familii de dinosauri aparțin Formațiunii Nemegt din Mongolia, formațiune care este datată, în general, ca aparținând Maastrichthianului, dar unii geologi consideră că este mai veche (din Campanian).

Unii dintre ultimii dinosauri erau comuni și înregistrau un succes evolutiv la sfârșitul Cretacicului (triceratopși, tiranosauri, unii hadrosauri), ceea ce sugerează caracterul catastrofic al extincției. Este dificil de urmărit în detaliu rata extincției dinosaurilor la scară mondială; aceste studii sunt mai precise pe regiuni și formațiuni bine delimitate. Un studiu făcut într-un depozit bine păstrat din Montana (America de Nord), de vârstă Cretacic terminal – Paleogen inferior, arată că în ultimii 5 m.a. ai Cretacicului, numărul genurilor de dinosauri scade vertiginos.

Cauzele extincției cretacice. Este practic o certitudine faptul că acum 65 m.a a existat un impact al unui asteroid de aproximativ 10 km diametru cu Pământul. De asemenea, în India au existat mari revărsări de lave bazaltice, timp de aproximativ 0,5 m.a., care au putut induce schimbări importante în toate mediile de viață. Ceea ce rămâne de stabilit este în ce măsură aceste evenimente pot fi responsabile de intensitatea și caracterul extincției de la sfârșitul

Cretacicului. Un comentariu critic asupra cauzelor extincției cretacice, precum și relativa ei selectivitate, este prezentat în vol. III, pg. 222-228.

Tabelul 6. Rate ale extincției vertebratelor la limita K/T (după M. Benton, 1993).

Grupul	Familii existente	Familii dispărute	Rata extincției (%)
Chondrichthyes	44	8	18
Osteichthyes	50	6	12
Amphibia	11	0	0
Reptilia	71	36	51
Chelonia	15	4	27
Squamata	16	1	6
Crocodylia	14	5	36
Pterosauria	2	2	100
Dinosauria	21	21	100
Plesiosauria	3	3	100
Aves	12	9	75
Mammalia	22	5	23
Grupe bazale	11	1	9
Marsupialia	4	3	75
Eutheria	7	1	14
Total vertebrate	210	64	30
Pești	94	14	15
Tetrapode	116	50	43
Amniote	105	50	48

Extincțiile din Neozoic. Pe parcursul Neozoicului au avut loc mai multe extincții de mărime mai mică, asemănătoare în intensitate cu alte extincții minore din Paleozoic și Mesozoic (Fig. 185). Dintre acestea, cea mai importantă a fost extincția de la limita Eocen–Oligocen, care a afectat atât organismele terestre cât și cele marine. Această extincție pare a avea un caracter episodic, cu aproximativ cinci pusee de extincție cuprinse într-un interval de circa 10 m.a. Au dispărut relativ puțini taxoni superiori dar s-au pierdut numeroase genuri și specii, mai ales gastropode și bivalve, microplancton calcaros, și mamifere.

Această extincție din Terțiar a avut un caracter gradual și a fost asociată cu o răcire severă a climatului, schimbări în circulația oceanică, fenomene determinate de constituirea unui curent circumantarctic.

Extincția din Pleistocenul superior (cunoscută mai ales din intervalul 15000-10000 B.P.) afectează, mai ales, mamiferele și păsările de talie mare din ambele emisfere. În America de Nord, de exemplu, dispar 73% dintre mamiferele mari (33 genuri), aici fiind incluși toți proboscidienii (mamuți, mastodonți), caii, tapirii, cămilele, edentatele de talie mare (leneșii uriași și glyptodonții), diferiți prădători (precum *Smilodon, Machairodus*) și cervide. În

BCU CLUJ UNIVERSITY LIBRARY

Europa, extincțiile au fost mai puțin severe. Dispariții adevărate înregistrează mamutul, rinocerul blănos sau cervidul *Megaceros*; multe alte specii, precum calul, hipopotamul, boul moscat, hiena, leul, antilopa *Saiga*, se retrag în alte regiuni, mai prielnice. Calul și bourul au suportat domesticirea de către om și sub această formă au supraviețuit; cai sălbatici mai există încă în câteva locuri din Asia Centrală. Bizonul european (zimbrul) persistă numai în rezervații.

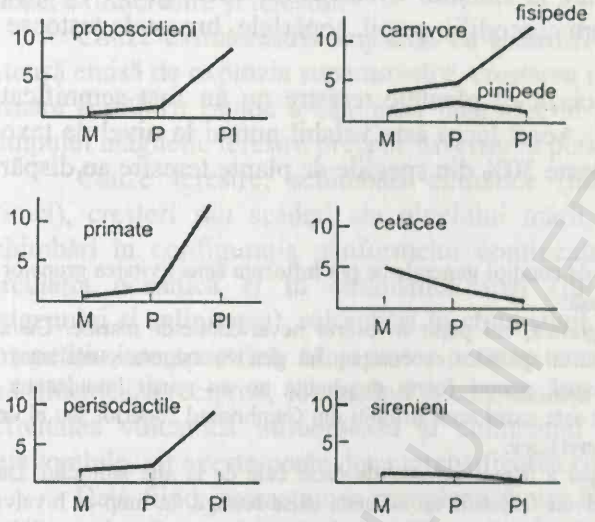


Fig. 185. Rata extincției genurilor la diferite grupe de mamifere neozoice. Numerele reprezintă numărul estimat de genuri care au dispărut într-un milion de ani. M – Miocen, P – Pliocen, Pl – Pleistocen (după F. Pough și colab., 1989).

În America de Sud dispar 80% dintre genuri (46 genuri), ce includ specii de edentate, rozătoare, carnivore, peccari, cămile, cervide, litopterne, notoungulate, cai și mastodonți.

În Australia dispar 55 de specii, ce cuprind echidne, carnivore și diferite marsupiale (wombați, diprotodonți, canguri și altele). Dispar, de asemenea, specii mari de păsări terestre dinornithiforme (*Dinornis*, Noua Zeelendă).

Africa și Asia au înregistrat la sfârșitul Pleistocenului extincții modeste.

Extincția de la sfârșitul Pleistocenului nu este considerată o extincție în masă dar, ținând cont de rata extincțiilor care încă continuă, unii autori au arătat că, la scara timpului geologic, aceste extincții ar apărea ca fiind în masă.

Cauzele extincțiilor pleistocene sunt legate de schimbările climatice și de mediu de la sfârșitul erei glaciare (și încălzirea postglaciară), epidemii, sau de răspândirea mondială, explozivă, a omului modern (vânătoarea, modificări de habitate). Sunt încă numeroase discuții cu privire la ponderea acestor factori în producerea diferitelor extincții cuaternare.

Selectivitatea extincțiilor în masă. În general, extincțiile în masă afectează organisme din grupe sistematice foarte diferite și din diferite medii de viață. Acest fapt demonstrează caracterul lor *neselectiv* (Jablonski, 1986). De exemplu, la sfârșitul Cretacicului au dispărut, în scurt timp, organisme marine diferite (fito- și zooplancton, moluște, reptile marine) ca și organisme terestre (dinosauri, pterosauri). Totuși, unele grupe par a nu fi fost afectate de extincțiile în masă, reușind să-și continue dezvoltarea. În acest caz extincția în masă pare a avea un caracter *selectiv*. Astfel, la sfârșitul Cretacicului unele grupe au supraviețuit fără a fi afectate, precum crocodilii, șerpii, șopârlele, broaștele țestoase și altele.

De multe ori se apreciază că plantele terestre nu au fost semnificativ afectate de extincția cretacică. Acest lucru este valabil numai la nivel de taxoni superiori; la nivel de specie, peste 30% din speciile de plante terestre au dispărut la sfârșitul Cretacicului.

Se poate identifica o serie de condiții generale ce pot influența selectivitatea grupelor în timpul perioadelor de extincție în masă:

1. Marea răspândire geografică, cel puțin în cadrul nevertebratelor marine. Cu alte cuvinte, marea răspândire geografică a speciilor ce compun un gen va asigura șanse mari de supraviețuire genului respectiv. Totuși, genuri foarte răspândite nu au reușit întotdeauna să supraviețuiască extincțiilor în masă; este cazul unor trilobiți din Cambrianul superior sau al unor bivalve, gastropode și echinoderme cretacice.

2. Organismele tropicale par a fi mai vulnerabile decât cele de la alte latitudini. Dacă temperatura globală se reduce, bivalvele tropicale nu au unde să se retragă, în timp ce bivalvele altor regiuni se pot deplasa spre ecuator. În acest caz, bivalvele tropicale au mai multe posibilități să dispară. Dimpotrivă, dacă are loc o creștere de temperatură, bivalvele tropicale au posibilitatea fie să se deplaseze spre poli, unde apele sunt mai reci, fie să coboare la adâncimi mai mari.

3. Speciile de talie mare par a fi mai vulnerabile decât cele de talie mică. De exemplu, în cazul răcirii climei de la sfârșitul Cretacicului, reptilele, care sunt animale ectoterme, au fost afectate dar în măsură diferită: cele de talie mică au găsit ușor posibilități de adăpostire în perioada rece, în timp ce reptilele de talie mare, precum dinosaurii, nu aveau acest avantaj și au dispărut.

Desigur, acești factori, prezentați separat, au acționat combinat cu alți factori care au condus la extincție. De exemplu, dinosaurii de talie mică, cel puțin teoretic, ar fi putut avea șanse mai mari de supraviețuire, în condițiile răcirii climatului, decât cei de talie mare dar, până în prezent nu se cunoaște nici un dinosaur care să fi depășit cu certitudine limita superioară a Cretacicului, limită ce marchează extincția totală a dinosaurilor.

Intervalul de timp al extincțiilor în masă. Cu excepția extincției de la sfârșitul Cretacicului, care se pare că s-a datorat impactului cu un asteroid (a se vedea și vol. III, pg. 225-227), celelalte mari extincții nu s-au derulat atât de rapid, ele având un caracter treptat. De exemplu, pentru extincția de la sfârșitul Devonianului (Frasnian-Famenian) s-au făcut estimări ce variază de la 15 m.a. la 0,5 m.a. În stabilirea intervalului de extincție trebuie avut în vedere dacă extincția presupusă este globală sau doar regională.

Periodicitatea extincțiilor în masă. Raup și Sepkoski (1884) au presupus, pe baza analizei genurilor marine din Permian până în prezent, că extincțiile majore survin la un interval de 26 m.a. Cauza ar consta în existența unei stele companion a Soarelui cu orbită excentrică, numită *Nemesis*, care ar abate asupra Sistemului Solar, la intervale de 26 m.a., ploi de asteroizi. Ipoteza *periodicității* extincțiilor în masă nu este confirmată de datele actuale.

Cauzele extincțiilor în masă. Sintetizând datele cu privire la cauzele celor cinci extincții în masă prezentate se pot separa două categorii mari de cauze: extraterestre și terestre.

Cauze extraterestre: impactul cu asteroizi sau comete, radiație cosmică intensă emisă de explozia supernovelor, creșterea intensității radiației cosmice ca urmare a slăbirii rapide a câmpului magnetic al Pământului (această slăbire a câmpului magnetic terestru precede inversarea periodică a polilor magnetici).

Cauze terestre: schimbări climatice (mai ales răcirea și aridizarea climei), creșteri sau scăderi ale nivelului mării, activitate vulcanică intensă, schimbări în configurația platformelor continentale și oceanice, schimbări în circulația oceanică și în chimismul apei (în special reducerea nivelului oxigenului și salinitatea), schimbări în chimismul atmosferei, prădătorism, boli, competiția interspecifică. Majoritatea acestor cauze nu acționează unilateral, ci se influențează reciproc, conducând la constituirea unui *lanț cauzal*; de exemplu, activitatea vulcanică influențează și chimismul atmosferei, apărând condiții nefavorabile, iar acesta poate duce intensificarea competiției pentru resurse.

Dată fiind interacțiunea complexă dintre factorii cauzali răspunzători de marile extincții se pot estima doar factorii principali și circumstanțele generale care au putut declanșa o extincție în masă. Lanțul cauzal concret ce a dus la extincția unei specii sau a alteia, dintr-un grup care a suferit pierderi importante în timpul unei mari extincții, rămâne practic foarte dificil, dacă nu imposibil, de dovedit (chiar în cazul unor cauze majore categorice cum ar fi impactul cu un asteroid).

Extincțiile în masă, deși au fost procese traumatizante pentru diversitatea speciilor și echilibrul ecosistemelor, au deschis calea unor noi revoluții floristice și faunistice. Grupele noi au apărut prin adaptarea la nișele ecologice eliberate prin extincție sau în urma constituirii unor noi condiții de mediu favorizante. De exemplu, se admite, în general, că mamiferele nu ar fi avut un atât de mare succes evolutiv dacă nu ar fi dispărut dinosaurii și, în acest caz, probabil nu ar fi apărut nici omul. Omul, ca orice specie, este sortit extincției. Dar, spre deosebire de toate formele precedente de viață, omul poate controla, prin știința sa, propriul destin evolutiv și chiar al întregii biosfere.

Bibliografie selectivă

AIRINEI, Şt., 1977 – *Geneza Pământului*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.

ARCHIBALD, J. D., 1996 – Fossil evidence for a late cretaceous origin of „hoofed" mammals, Science, vol. 272: 1150-1153.

BALAVOINE, G., ADOUTTE, A., 1998 – One or three Cambrian radiations, Science, vol. 280: 397-398

BARBU, VIRGINIA, 1968 – *Paleontologie*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.

BENTON, M., 2005 – *Vertebrate palaeontology*, ediţia a treia, Blackwell Publishing, Oxford.

BLEAHU, M., 1978 – *Formarea continentelor şi oceanelor*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.

BLEAHU, M., 1982 – *Relieful carstic*, Editura Albatros, Bucureşti.

BURKE, A. C., FEDUCCIA, A., 1997 – Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand, Science, vol. 278: 666-668.

CEAPOIU, N., 1980 – *Evoluţia speciilor*, Editura Academiei R.S.R., Bucureşti.

CEAPOIU, N., 1988 – *Evoluţia biologică. Microevoluţia şi macroevoluţia*, Editura Academiei R.S.R., Bucureşti.

COATES, M. J., COHN, M. J., 1998 – Fins, limbs, and tails: outgrowths and axial patterning in vertebrate evolution, BioEssays, 20: 371/381, John Wiley & Sons Inc.

COJOCARU, I., 1994 – Macroevoluţia şi relativitatea macrotaxonilor, Rev. şt. „V.Adamachi", vol. II, nr. 4: 203-206, Iaşi.

COJOCARU, I., 1995 – Conţinutul contradictoriu al sistematicii, Rev. şt. „V. Adamachi", vol. III, nr. 3-4: 97-100, Iaşi.

COJOCARU, I., 2004 – La philogénie et la systématique philogénetique, Anal. şt. ale Univ. „Al.I.Cuza" Iaşi, seria Biol. Anim., Tom XLIX: 431-438.

COMŞA, E., 1987 – *Neoliticul pe teritoriul României*, Editura Academiei R.S.R., Bucureşti.

CORDY, J-M (coordonator), 1995 – *Le genie de l'homme*, Abbaye Saint-Gérard de Brogne, Saint-Gérard.

COWEN, R., 2005 – *History of life*, fourth edition, Blackwell Publishing, Oxford.

COX, C. B., MOORE, P. D., 1999 – *Biogeography – an ecological and evolutionary approach*, sixth edition, Blackwell Science, United Kingdom.

DAHN, R. D., FALLON, J. F., 2000 – Interdigital regulation of digit identity and homeotic transformation by modulated BMP signaling, Science, 289: 438-441.

DARWIN, CH., 1957 – *Originea speciilor*, Editura Academiei RPR, Bucureşti.

DONISĂ, I., 1993 – *Paleogeografia Cuaternarului*, Editura Universităţii „Al. I. Cuza" Iaşi.

DRAGOŞ, V., 1982 – *Geologie generală şi stratigrafică*, Editura didactică şi pedagogică, Bucureşti

FILIPESCU, S., 2002 – *Stratigrafie*, Presa Universitară Clujeană, Cluj-Napoca.

GAVRILOV, V. P., 1980 – *Călătorie în trecutul Pământului*, Editura Tehnică,

București.
GEE, H., 2000 – *Deep time (cladistic, the revolution in evolution)*, Fourth Estate, London.
GRADSTEIN, F. M., OGG J. G., 1999 – Reflections on the geological time scale, Acta Palaeontologica Romaniae v. 2: 7-14.
GRASU, C., 1997 – *Geologie structurală*, Editura tehnică, București.
GRIGORESCU, D., 2003 – *Stratigrafie și geologie istorică, vol. I – Stratigrafie*, Editura Ars Docendi, București.
GRIDAN, T., 1983 – *Petrologia – știință a rocilor*, Editura Albatros, București.
GRIMAUD-HERVÉ, D., SERRE, F., BAHAIN, J., NESPOULET, R., 2001 – *Histoire d'ancêtres*, Ed. Artcom, Paris.
HANGANU, ELISABETA-NISTOR, ȘURARU N., GRIGORESCU D., 1983 – *Paleontologie*, Editura Didactică și Pedagogică, București.
HINCHLIFFE, R., 1997 – The forward march of the bird-dinosaurs halted?, Science, vol. 278: 596-597
JEANRENAUD, P., SIMIONESCU, T., 1982 – *Geologie generală*, partea I, Editura Universității „Al. I. Cuza", Iași.
KEMP, T. S., 1999 – *Fossils and Evolution*, Oxford University Press.
KNOLL, A. H., BAMBACH, R. K., CANFIELD, J. P., GROTZIGER, J. P., 1996 – Comparative earth history and late Permian mass extinction, Science, vol. 273: 452-457.
KRUMBIEGEL, G., WALTER, H., 1984 – *Fossilien*, VEB. Deut. Verlag. Leipzig.
LUPEI, N., 1979 – *Dinamica terestră*, Editura Albastros, București.
MACAROVICI, N., TURCULEȚ, I., 1972 – *Paleontologia stratigrafică a României*, Editura Tehnică, București.
MAGNOL, J.P., MOURER-CHAUVIRÉ, C., BERNEX, F., 2004 – L'origine des Oiseaux et la question de l'homologie des doigts de leur main: données contradictories de la Systématique phylogénétique et de la Biologie du développement, Revue Méd. Vét., 155, 3: 187-196.
MANILICI, V., 1987 – *Uscatul se formează în apă*, Editura Tehnică, București.
MAYR, E., 2004 – *De la bacterii la om*, Editura Humanitas, București (traducere după Ernst Mayr, 2001 – *What evolution is?*, The Orion Publishing Group Ltd.).
MOODY, R., 1983 – *Fossils*, Newnes Books Limited.
MÜLLER, A. H., 1958, 1981 – *Lehrbuch der Paläozoologie*, Bd. I-II, VEB G. Fisher Verlag, Jena.
LOCQUIN, M. (coord.), 1987 – *Aux origines de la vie*, Librairie Fayard/Fondation Diderot.
MUSTAȚĂ, Gh., MUSTAȚĂ, MARIANA, 2001 – *Origine, evoluție și evoluționism*, Editura „Vasile Goldiș" Arad.
NECRASOV, OLGA, 1971 – *Originea și evoluția omului*, Editura Academiei RSR, București.
NORMAN, D., 1994 – *Prehistoric Life – the rise of the vertebrates*, Boxtree Limited, London.
PARKER, S., BERNOR, R., 1996 – *Fossils – the practical guide to paleontology*,

Greenwich Ed., Singapore.
PATRULIUS, D., 1971 – *Călătorie în mările trecutului*, Editura Ştiinţifică Bucureşti.
PETRESCU, I., 1978 – *Pământul – o biografie geologică*, Ed. Albatros, Bucureşti.
PETRESCU, I., 1990 – *Perioadele glaciare ale Pământului*, Editura Tehnică, Bucureşti.
PETRESCU, I., DRAGASTAN, O., 1981 – *Plante fosile*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
PETRESCU, I., (coord.), 2002 – *Catastrofe geologice*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
PIVETEAU, J., (coordonator), 1952 – *Traité de Paléontologie*, Tom. I-III, Editura Masson, Paris.
POP, I., 1977 – *Biogeografie ecologică*, vol. I, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
PURVES, W. K., ORIANS, G. H., HELLER, H. C., 1998 – *Life – the science of biology*, fifth edition, Sinauer Associates, Inc., W. H. Freeman and company, USA.
ROŞU, L., 1987 – *Treptele antropogenezei*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.
ROWE, T., 1996 – Coevolution of the mammalian middle ear neocortex, Science, vol. 273: 651-654.
SARAIMAN, A., VLONGA, PAULA P., 2000 – *Geologia Cainozoicului*, Editura Cugetarea, Iaşi.
SAULEA, E., 1967 – *Geologie istorică*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.
SCOTESE, C. R., 2002 – *PALEOMAP* website (http://www.scotese.com).
SKELTER, P. (editor), 1994 – *Evolution – a biological and paleontological approach*, Ed. Addison-Wesley Publishing, U.K.
SONETT, C. P., KVALE, E. P., ZAKHARIAN A., CHAN, M. A., DEMKO, T. M., 1996 – Late Proterozoic and Paleozoic tides, retreat of the Moon, and rotation of the Earth, Science, vol. 273: 100-104.
STĂNCESCU, I., 1983 – *Oceanele şi mările Terrei*, Editura Albatros, Bucureşti.
TARLING, D. H., TARLING, M. P., 1978 – *Deriva continentelor*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.
TĂTĂRÂM, N., 1984 – *Geologie stratigrafică şi paleogeografie. Mesozoic şi Cainozoic*, Editura Tehnică, Bucureşti.
TĂTĂRÂM, N., 1988 – *Geologie stratigrafică şi paleogeografie. Precambrian şi Paleozoic*, Editura Tehnică, Bucureşti.
TELFER, W. H., KENNEDY, D., 1986 – *Biologia organismelor*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.
THAXTON, CH., BRADLEY, W., OLSON, R., 1984 – *Misterul originii vieţii, reevaluarea teoriilor actuale*, editată în limba română de Philosophical Library, Inc.
TRUFAŞ, V., BULGĂRE, A., 1973 – *Oceanul Planetar*, Editura Ştiinţifică, Bucureşti.
URSULESCU, N., 1998 – *Începuturile istoriei pe teritoriul României*, Casa Editorială „Demiurg", Iaşi.
ZARNEA, G., 1984 – *Tratat de microbiologie generală*, vol. II, Editura Academiei RSR, Bucureşti.

BCU Cluj / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

I n d e x de denumiri taxonomice

A

Abathomphalus, 190
Abies, 171, 184, 216, 231
Acantherpestes, 147
Acanthoceras, 187, 192, 193
A. rothomagense, 192
Acanthoceratacea, 187
Acanthodes, 146, 155, 156
Acanthodii, 126
Acanthophyllum fibratum, 128
Acanthostega, 136, 137, 318
Acanthothyris, 177
Acanthothyris spinosa, 178
Acer, 202, 216
A. monspessulanum, 231
A. polymorphum pliocenicum, 216
Aceratherium, 210, 212, 226
Acervularia ananas, 121, 123
Acritarcha, 94, 93, 119, 184, 214
Acrodus, 163
Acropora, 203
Acroporidae, 203
Acroptyxis, 192
Acrosalenia, 177
Acrospirifer, 134
A. primaevus, 131, 134
Acroteuthis, 191
Actaeonella, 191, 197
A. gigantea, 192
A. conica, 192
Actaeonellidae, 191
Actinacis, 187
Actinastrea, 161
Actiniscus, 214
Actinocamax, 191
A. granulatus, 194
A. quadratus, 194
Actinocrinites, 146
Actinocyclina, 202
Actinodon, 38
Actinoporella, 171
Actinopterinia, 122
A. semicircularis, 123
Actinoptychus, 214
Actinostroma, 121, 132
A. clathratum, 132
Actinostromaria, 173
Adapis, 210, 211
A. parisiensis, 210
Adapisorex, 209
Aeger, 162, 177
Aeg. tipularius, 178
Aeglina, 118
Aeg. prisca, 116
Aequipecten, 177, 191, 219
Aeq. vagans, 175
Aetosauria, 167
Aetosaurus, 164
Agariciidae, 187, 203
Agoniatites, 130, 134
A. fideli, 131
Agnatha, 163
Agoniatitidae, 130
Agnostida, 108
Agnostus, 108, 109
Alalcomenaeus, 112, 113
Alces palmatus, 235, 237
Aldanella, 110
Alectryonia, 191
Alethopteris, 141
A. lonchitica, 140
A. serli, 140
Allosaurus, 182
Alnus, 202, 215
A. glutinosa, 231, 236
Alticamelus, 227
Alvarezsauridae, 347, 347
Alveolina, 202
A. elongata, 206
Alveolinidae, 186, 202, 217
Alveolites, 123, 129
A. undatus, 121
Amaltheus, 175
A. margaritatus, 174
Amblypigus, 205
Amblypterus, 156
A. macropterus, 154
Ambonychia, 115
A. bellistriata, 116
Amia, 205
Amiskwia, 112, 113

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Ammonia, 217
A. beccarii, 222
Ammonitida, 173, 187, 320
Ammonoidea, 130
Amorphognathus, 119
Amphibia, 382
Amphicynodon, 211
Amphicyon, 225
Amphiope, 204, 208, 224
Amphioxus, 112
Amphistegina, 217
A. haueriana, 218
Amphisteginidae, 217
Amphistyle, 205
Amphitherium, 181, 182
Ampullinopsis, 204
A. crassatina, 208
Amussium, 220
Anadara, 220
A. diluvii, 223
A. fichteli, 219
Anancus, 225
A. arvernensis, 226, 235
Anabarella, 110
Anarcestes, 130
A. lateseptatus, 130, 132
Anarcestidae, 130
Anaspida, 126
Anatosaurus, 195
Anchitherium, 226
Ancylla, 220
A. glandiformis, 219
Ancyllaria, 220
Ancyloceras, 187
A. matheroni, 189
Ancyloceratacea, 187
Ancyloceratida, 187, 354
Ancylus fluviatilis, 234, 235
Ancyrodella, 133, 135
Andrewsarchus, 211, 212
Andrusoviconcha, 220
Aneurophyton, 128
Angaridium, 141, 150
A. potaninii, 140
Angochitina, 135
Angulodus, 133, 135
Animalia, 290
Animikeia, 94, 95
Ankilosaurus, 195
Anisoceras, 187
A. saussureanum, 189
Anisopyge, 155
A. annulata, 153
Anomalocaris, 112, 113, 317
Anomalophycus, 106
Anomozamites, 161
Annularia, 139
A. stellata, 140
Anseriformes, 197
Antedon, 205
Anthomorpha, 106
A. margarita, 107
Anthracoceras, 142
Anthracoceratidae, 142
Anthracosia, 147, 156
A. carbonaria, 153, 156
Anthracosiidae, 147, 156
Anthracotherium, 213
A. magnum, 210
Anura, 181, 205
Apatosaurus, 182
Apiocrinus, 177, 180
A. parkinsoni, 178
Aporhaidae, 191, 220
Aporrhais, 176, 220
A. pespelecani, 219
Apscheronia propingua, 234, 233
Aptychus, 187
A. (Lamellaptychus) didayi, 189
A. (Lamellaptychus) angulocostatus, 189
Aptyxiella, 191
A. (Acroptyxis) granulata, 192
Araeoscelis, 170
Arandaspis, 119
Araucaria, 184, 202
A. microphylla, 171, 172
A. toucasi, 185
Araucariaceae, 39
Arbacioida, 177
Arborea, 97
Arca, 176, 220
Arcestes, 162, 166, 167
A. intuslabiatus, 166
Arcidae, 176, 191, 220
Archaea, 101, 102, 290, 293, 304
Archaebacteria, 304
Archaeosphaeroides barbertonensis, 91

BC CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Archaeocyatha, 106
Archaeocyathus, 106
A. atlanticus, 107
Archaeogastropoda, 122
Archaeopteris, 128, 318
A. latifolia, 129
Archaeopteryx, 75, 181, 182, 320, 346, 348, 352, 371
Archaeosigillaria, 128
Archanodon, 135
Archelon, 193, 195,
Archegosaurus, 38, 156
A. decheni, 154
Archiacia, 194
Archidiskodon, 226, 234, 235, 236
Archimedes, 142
A. wortheni, 144
Archosauromorpha, 157, 167
Arcoida, 204
Arctica (*Cyprina) islandica*, 213, 232, 233
Arctocarpus,186, 202
Arctomys, 235
A. (Marmota) bobac, 235
Arctostylops, 209
Ardipithecus, 234, 240
A. ramidus, 237, 247
Argentinosaurus, 195
Arietites, 175
A. bucklandi, 174
Arisphinctes, 179
Aristocystis, 118
A. bohemicus, 117
Arsinoitherium, 213
Arthropsida, 128, 139, 173
Artemisia campestris, 231
A. pontica, 231
Articulata, 163, 177, 194
Artiodactyla, 213
Asaphus, 118
A. expansus, 116
Askeptosaurus, 170
Assilina, 202
A. exponens, 206
Aspidoceras, 176
A. acanthicus, 179
Astarte, 177, 220
A. gemmifera, 152, 153
A. omaliusi, 223
A. voltzi, 175
Astartidae, 152, 177, 220
Asteroblastus, 118
A. stellatus, 117
Asterocalamites, 139
A. scrobiculatus, 140
Asterocyclina, 202
A. taramellii, 206
Asteroidea, 135
Asteropyge, 130
A. punctata, 131
Asteroxylon, 128, 129, 137, 318
Astreopora, 203
A. anglica, 207
Astylospongia, 115, 116
Athyridae, 155
Athyris concentrica, 131, 134
A. janiceps, 154, 155
Atikokania, 95, 96
Atractites, 162
A. haueri, 164
Atrypidae, 131
Atrypa, 123
A. reticularis, 124, 131, 134
Aturia, 204, 222
A. aturi, 207, 221
Aturiidae, 204, 222
Aucella, 176
A. (Buchia) mosquensis, 175
Aulacoceras, 162
A. timorense, 166
Aulacocerida, 176
Aulechinus, 117, 118
Aulocopium, 115
Aulophyllidae, 142
Ausseites, 176
Australopithecus, 228, 234, 240, 250, 332, 376
A. aethiopicus, 241
A. afarensis, 241
A. africanus, 240
A. anamensis, 234, 237
A. bahrelghazi, 241
A. boisei, 241
A. garhi, 240, 241
Aves, 182, 382
Avicardium, 233
Aviculopecten, 142, 152
Axis, 228
Aysheaia, 111, 112, 113

BCU LAUSANNE CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

B

Baculites, 187, 193
B. anceps, 194
Bacteria, 290, 304
Bactrites, 146
Bacillariophyta, 171, 184, 214
Baicalia, 97
Baiera, 161, 172
B. ahnertii, 172
B. digitata, 151, 152
Bairdia, 162, 193
Bakewellia antiqua, 153
Balanocidaris, 178
Balanocrinus, 205
Balanophyllia, 187, 203, 208
Balanus, 204, 224
Barremites, 187
B. difficile, 188
Basilosaurus, 205, 209
Baragwanathia, 121
Barbotella, 221
B. hoernesi, 219
Barrandeoceras, 119
Bathoidea, 193, 205
Batocrinus, 146
B. pyriformis, 144
Batodon, 198
Baylea, 142
B. yvani, 143
Beipiaosaurus, 371
Belemnella, 191
B. lanceolata, 194
Belemnitella, 77, 191
B. mucronata, 194
Belemnitida, 176, 204
Belemnitidae, 176, 191
Belemnoteuthidae, 176
Belemnoteuthis, 176
Bellerophon, 115, 116, 122, 162
B. bicarenus, 142, 143
Bellerophontacea, 115, 130, 142, 152
Bellerophontidae, 162
Belodon, 167
Belonorhynchus, 168
Beloptera, 204
Belosepia, 204
Bembexia, 130
B. larteti, 130
Beneckeia, 162
B. buchi, 163
Bennettitales, 184
Berriasella, 176, 187, 188
B. jacobi, 170 , 183
Beryx, 195
B. zyppei, 196
Betula, 186, 202, 215
B. nana, 231, 236
B. pubescens, 231
Beyrichia tuberculata, 122, 124
Billingsella, 108, 110
B. pepina, 109
Biloculina, 161
Birkenia elegans, 125, 126
Bison priscus, 235, 237
Bisulcocypris, 193
B. fittoni, 189
Bolivina, 173, 217
B. dilatata, 218
B. rhumbleri, 174
Bostrycoceras, 187
B. polyplocum, 192
Borelis, 217
B. melo, 218
Borhyaena, 221
Bos primigenius, 235, 237
Bothriocidaris, 118
B. pahlenii, 117
Bothriolepis, 136
Botryococcaceae, 171
Bovidae, 228
Brachiosaurus, 182
Brachyphylla, 187
Brachyphyllum, 171
B. mamillarae, 172
Brachyura, 177, 193
Bradorina, 108
Branchiostoma, 112
Branisella, 228
Brassenia, 238
Brissopsis, 205, 224
Brooksella, 95, 96
Brontotherium, 212
Bryophyta, 128
Buccinacea, 204
Buccinidae, 220, 222
Buccinum, 220
B. undatum, 232, 233

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Buchia, 175, 176
Buchiidae, 176
Buchiola retrostriata, 130, 133
Bulimina, 217
B. elongata, 218
Buliminidae, 217
Burgessia, 112, 113
Buxus sempervirens, 231

C

Cacops, 156, 157
Caladacna, 220
C. steindachneri, 223
Calamites, 139, 148, 150, 157
C. suckowi, 140
Calamophyllia, 173, 187
Calamophylliidae, 173, 187, 203
Calamophyton, 128, 318
C. primaevum, 129
Calcarinidae, 186
Calceola sandalina, 128, 132
Calciodinellum, 214
Calliostoma, 204
Callipteris, 150
C. conferta, 151
Calpionella, 173, 186
C. alpina, 179
C. eliptica, 179
Calpionellopsis, 186
Calvertia, 222
Calymene, 116, 118, 122
C. blumenbachi, 124
Camarotoechia nucula, 124
Camarocladia, 106
Camarotoechia, 123
Cambrocyathus, 106
C. profundus, 107
Camelidae, 227
Camerata, 118, 125, 135, 146, 156
Campanile, 191, 204
C. giganteum, 207
Canadia, 106
C. setigera, 109
Cancrinella, 154, 155
Caninia, 142, 152
C. cornucopiae, 143
Caniniidae, 142
Canis, 356, 357
Canthidomus, 222
Capreolus, 228
Caprina, 191
C. adversa, 190
Caprinidae, 191
Capros, 205
C. radobojanus, 210
Caprotina, 191
Caprotinidae, 191
Captorhinida, 147
Carangidae, 343
Carbonicola, 147
C. ovalis, 145
Carbonispira, 147
Carcharodon, 195, 205
C. angustidens, 210
C. megalodon, 224
Carcharodontosaurus, 195
Carcinosoma scorpionis, 122, 124
Cardioceras, 176
C. cordatum, 179
Cardiola, 122
C. concentrica, 130, 133
C. cornucopiae, 123
Cardita, 161, 191
C. (Venericardita) beaumonti, 190
C. crenata, 164
C. senegalensis, 232
Cardiniidae, 161
Cardiidae, 177, 191, 220
Carditidae, 161, 191, 203, 220
Cardium, 177, 191, 220
C. dombra, 233, 234
C. edule, 232
C. fittoni, 221
C. gracile, 221
C. hispidum, 221
C. (Avicardium) nikitini, 233, 234
Carduifolia, 214
Carelozoon, 94
Carpinus, 202, 215
C. betulus, 231
Carpoidea, 108
Caryophyllia, 218
C. vindobonensis, 221
Caryophyliidae, 203, 218
Caryosphaera, 186
Caspia, 222

BOURNEMOUTH UNIVERSITY LIBRARY

C. latior, 222
Caspiolla, 224
Cassianella, 161
C. gryphaeata, 163
Cassidae, 220
Cassiduloida, 178, 194, 205, 224
Cassidulus, 194
Cassis, 220
C. saburon, 219
Castanea, 186, 215
C. atavia, 216
Catalpa, 238
Catenipora, 115, 116
Catharctidae, 357
Catinaster, 214
Caudipteryx, 371
Caytonia, 172
C. sewardi, 172
Caytoniales, 184
Cebochoerus, 213
Cenoceras, 162, 176
Cenosphaera, 217, 218
Centriscus, 205
Cepatia, 204
C. cepacaea, 207
Cephalaspis, 131, 134, 135
C. lyelli, 125, 126
Ceratarges, 130
C. armatus, 132
Ceratites, 162, 167
C. compressus, 164
C. nodosus, 164
C. trinodosus, 164
Ceratitida, 162
Ceratobuliminidae, 173
Ceratodus, 165
C. kaupi, 168
Ceratosaurus, 182
Ceresiosaurus, 163
Cerithiacea, 176, 204
Cerithium, 204, 222
C. inopinatum, 203
C. zejszneri, 219
Cerithidae, 162, 191, 222
Cervidae, 228
Cervus elaphus, 235
Cidaris (Paracidaris) florigemma, 178
C. (Balanocidaris) glandifera, 178
Chaetetes, 142
C. radians, 142
Chaetetidae, 115, 142
Chalicotherium, 227, 228
Chama, 203
C. calcarata, 206
Chamaerops, 201
Chamidae, 203
Champsosaurus, 170, 197
Characeae, 356
Charadriiformes, 197
Charnia, 95, 97
Charonia, 204, 208
Charophyta, 128, 185
Cheiloceras, 130
C. subpartitum, 133
Cheiloceratidae, 130
Cheilostomata, 177, 193
Cheilotoma, 165
Cheirolepis, 133, 136
Cheirotherium, 160, 167
Cheirurus, 122
C. quenstedti, 124
Chelonia, 167, 182, 205, 382
Chiroptera, 213
Chitinoidella, 173
Chitinozoa, 119
Chlamys, 161, 177, 191, 220
C. biarritzensis, 204, 207
C. gigas, 219
C. islandicus, 232
Chlorophyceae, 106
Chlorophyta, 314
Choia, 106
Chondrichthyes, 382
Chondrostei, 135, 146, 180, 181
Chonetes, 123
C. plebeja, 131, 134
C. sarcinulata, 131, 134
C. striatella, 123, 124
Choristites, 143, 145
Choristoceras, 162
C. marshi, 166
Choristodera, 170, 197
Chrysophyta, 184, 214
Cibicidae, 203, 217
Cibicides, 217
C. lobatulus, 218
Cibicidina, 203

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cidaris, 177, 194
Cidaroida, 163, 177, 194, 205
Cidaroidae, 156
Cincta, 177
C. numismalis, 174
Cingulata, 238
Cinnamomum, 202, 215
C. polymorpha, 201
C. scheuchzeri, 216
Citharina, 173
Cladiscites, 162
C. tornatus, 166
Cladophlebis, 160
C. remota, 166
Cladoselache, 133, 134, 135, 147
Cladoxylon, 128
C. scoparium, 129
Claraia, 161
C. clarai, 160
Clathrodictyon, 128
Claudiosaurus, 155
Clausilia, 205
Clavatula, 222
Clavitrigonia, 175
Cleithrolepis, 167
Clidastes, 195
Climacammina, 141, 143
Climacograptus, 119
C. peltifer, 117
Climatius, 126, 131, 135
Clupea, 195, 205
C. longimana, 210
Clydonioceras, 176
Clymeniida, 130
Clymenia, 134
C. (Kosmoclymenia) undulata, 130, 133
Clypeaster, 204, 224
C. altecostatus, 221
Clypeasteroida, 194, 204, 224
Clypeus, 178
C. ploti, 178
Cnemidiastrum, 173
C. rimulosum, 179
Coccolithophoridales, 171, 184, 201, 214
Coccolithus, 184
Coccosteus, 136
C. decipiens, 132
Codaster, 146
C. trilobatus, 144
Codiaceae, 200
Coelodonta antiquitatis, 234, 235, 236, 239
Coelodus, 195
Coelophysis, 169
Coeloptychium, 187
C. agaricoides, 190
Coelosphaeridium, 114, 116
Coenothyris, 162
C. vulgaris, 165
Coleoidea, 162, 191
Collenia, 94, 95, 97
Collyrites, 178
C. ellipticus, 178
Coloxanthus, 193
Compsognathus, 181, 182, 346
Conacea, 204
Condylarthra, 209
Confuciusornis, 197, 347
Congeria, 220
C. novorossica, 223
C.(=Rhombocongeria) rhomboidea, 223
C. politioanei, 221
C. rumana, 223
C. subcarinata, 223
C. triangularis, 223
C. zsigmondyi, 223
Conidae, 220
Coniferales, 141, 184
Coniopteris, 173
C. trautscholdii, 172
Conocardiidae, 130
Conocardium, 122, 130
Conochitina, 120
Conoclypeus, 204
C. conoideus, 207
Conocoryphe, 108
C. sulzeri, 109
Conophyton, 94, 95, 97
Conularia, 115
C. pyramidata, 115
Conulariella, 106, 109
Conulata, 106, 163
Conulus, 194
Conus, 204, 219, 220
C. guinaicus, 232
C. ponderosus, 219
C. testudinarius, 232

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cooksonia, 121, 318
C. caledonica, 125
Corallinaceae, 200
Corax, 195
Corbicula, 189, 191
C. (=Cyrena) bronni, 188
C. fluminalis, 234, 236
Corbiculidae, 191
Corbula exarata, 204, 207
C. gallica, 204
Corbulidae, 204
Cordaitales, 128, 141
Cordaites, 141, 151, 152, 157
C. lingulatus, 140
Cordylodus, 119
Cornia, 147
C. papillana, 145
Corylus avellana, 231
Corynexochida, 108
Coryphodon, 209
Corythosaurus, 195
Coscinocyathus, 106, 107
Coscinodiscus, 214
Coscinopleura, 193
C. elegans, 194
Costatoria, 160, 161, 168
Crania, 118, 193
C. ignabergensis, 194
Craniidae, 193
Cranioceras, 228
Crassatella plumbea, 204, 207
Crassatellidae, 152, 204
Crassicolaria, 173
Crassostrea, 220
C. crassissima, 219
Craticularia, 173
Credneria, 38, 185
C. triacuminata, 185
Creodonta, 209
Cribrosphaerella, 184
C. ehrenbergi, 185
Cribrostomum, 141
Crioceras, 187
Crioceratites, 187
C. duvali, 188
Cristellaria, 173, 174
Crocodylia, 168, 205, 382
Crocuta, 225
Crosopterygii, 181
Crotalocrinites, 125
Cryptostomata, 118
Cryptozoon, 91, 95, 96, 114 116
Ctenacanthus, 134
Ctenacodon, 182
Ctenocrinus, 135
C. typus, 131
Ctenodonta, 115, 130
C. nasuta, 116
C. pectunculoides, 116
Ctenodontidae, 130
Ctenostomata, 118
Cyanophyceae, 106
Ctenopyge, 110
Cucullaea, 176
Cucullaeidae, 176, 204
Cucullaea crassatina, 203, 204
Cunnolites, 190
Cupressocrinites, 145
C. crassus, 132, 135
Cyanobacteria, 295, 305, 306, 313, 316
Cyanophyta, 316
Cyathaxonia, 142, 152
Cyathaxoniidae, 142
Cyathochitina, 120
Cyathocrinites, 125
C. longimanus, 125
Cyathophycus, 115
Cyathophyllum (Dohmophyllum) helianthoides, 132
Cyathoseris, 203
C. subregularis, 208
Cycadales, 184
Cycadeoidea, 172, 182, 184
C. dakotensis, 185
C. marylandica, 185
Cyclococcolithus, 214
Cyclolites, 186
C. (Cunnolites) corbariensis, 190
Cyclolitidae, 187, 203
Cyclolobus stachei, 152, 153
Cyclomedusa, 95, 97
Cycloseris, 187
Cyclostigma, 137
Cyclostomata, 118, 177, 193
Cyclothyris, 193
Cylindritopsis pupoides, 152, 153
Cylindrophyma, 173
Cymatoceras, 191

BCS CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cymbospondylus, 167
Cynodictis, 211
Cynodontia, 167
Cynognathus, 38, 157, 167
Cyperus polystachyus, 239
Cyppelia, 173
Cypraea, 204
C. obesa, 207
Cypraeacea, 204
Cypridea, 192
C. valdensis, 189
Cyprideis, 224
Cypridina, 162
Cyprina, 213, 232, 233
C. rotundata, 204, 208
Cyprinidae, 204
Cyrena, 188, 191
C. convexa, 204, 208
Cyrenidae, 191, 204
Cyrtoceras, 122, 123, 134
Cyrtograptus, 125
C. murchisoni, 125
Cyrtosymbole, 130
C. (Waribole) conifera, 133
Cyrtospirifer, 133, 134, 155
Cystiphyllidae, 129
Cystiphyllum (Mesophyllum) vesiculosum, 129, 132
Cystoblastus, 118
C. kokeni, 117
Cystoidea, 108
Cythereis, 193
Cytherella, 193, 204

D

Dactylioceras, 175
D. commune, 174
Dadocrinus, 163
D. gracilis, 165
Dalmanitina, 118, 122
D. socialis, 116
Daonella, 161, 176
D. lommeli, 163
Dasycercus, 356, 357
Dasycladaceae, 114, 171, 200
Dasyporella, 114
Dasyurus, 356, 357
Davidsonella, 177
Daxia, 186
Deinonychus, 195, 346, 347, 348
Deinosuchus, 195
Deinotherium, 225, 228, 235
D. giganteum, 226
Deiphon, 122
D. forbesi, 124
Delphinus, 225
Deltatheridium, 197
D. pretrituberculare, 196
Delthyris, 123
Demirastrites, 125
Demospongea, 115
Dendrocystis, 118
Dendrophyllia, 203
D. elegans, 207
Dendrophylliidae, 203, 218, 187
Dentalina, 161, 217
D. pauperata, 218
Dentalium, 222
D. badensis, 219
Desertella foureaui, 195
Desmoceratacea, 187
Desmochitina, 120
Desmostylia, 224, 225
Dewalquea, 202
D. grandifolia, 201
Diacodexis, 213
Diacodon, 209
Diadematoida, 177
Diadiaphorus, 358
Diapsida, 147
Diastopora, 224
D. corrugata, 221
Diatryma, 205
D. steini, 210
Dibunophyllum, 142
D. vaughani, 143
Diceras, 177, 179, 180
D. arietinum, 179
Diceratidae, 177
Diceratocardium, 161
Dicerorhinus, 226
D. etruscus, 234, 235
D. mercki, 234, 235
D. schleiermacheri, 226
Dickinsonia, 95, 96, 97

BGS KEYWORTH CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Dicroidium, 161
D. odontopteroides, 160
Dictyoclostus semireticulatus, 144
Dictyoconites, 152
Dictyonema, 110, 118
D. flabelliforme, 117
Dictyothyris, 177
D. coarctata, 178
Dicynodon, 154, 157
Dicynodontia, 167
Didacna, 220
D. (Pontalmyra) subcarinata, 223
D. (Hyrcania) intermedia, 233, 234
D. depressa, 233, 234
Didelphis, 209, 374
Didus ineptus, 377
Didymograptus 119
D. murchisoni, 117
Dielasma, 144, 154
D. elongata, 155
Dikelocephalus, 108
D. minnesotensis, 109
Dilophosaurus, 182
Dimerocrinites, 125
Dimetrodon, 154, 157, 359
Dimorphodon, 182
Dinichthys, 135
Dinocerata, 209, 211
Dinophyta, 184, 214
Dinornis, 383
D. maximus, 377
Dinosauria, 181, 383
Diplacanthus, 134
Diplocaulus, 156
Diplodocus, 181, 182
Diplograptus, 117, 119
Diplomonadida, 314
Diplopora, 159
D. annulata, 164
Dipnoi, 181
Diprotodon, 238
Diptera, 205
Dipterus, 136
D. valenciennesi, 132
Discoceratites, 162
D. semipartitus, 164
Discocyclina, 202
D. seunesi, 203
D. marthae, 206
Discocyclinidae, 202
Discoidea, 194
Discoides subucula, 326
Discotrochus, 203
Disphyllum goldfussi, 129
Dissostoma, 205
Docodon, 182
Docodonta, 182
Dohmophyllum, 132
D. helianthoides, 129
Dolichopithecus, 228
Dolichosoma, 147
D. longissima, 145
Dorsanum, 220
D. duplicatum duplicatum, 219
D. (Buccinum) corbianum, 219
Dorypyge, 108
D. lackei, 109
Dosinia, 220
D. maeotica, 223
Douvilleiceras, 187
D. mammilatum, 189
Dreissena, 191, 220
D. rimestiensis, 223
Dreisseniidae, 191, 220
Dreissenomya, 220
D. aperta, 223
Drepanaspis, 134
Dromaeosauridae, 347, 361
Dromiopsis, 193
Dromomerycidae, 228
Drosophila, 348
Dryas octopetala, 231, 236
Dryophyllum, 185, 202
D. curticellense, 201
D. subfalcatum, 185
Dryopithecus, 228
Dumontina, 193
Dunbarella, 142, 143
Dunkleosteus, 133, 134, 135
Duvalia, 191
D. dilatata, 189
D. lata, 189

E

Echinobrissus, 178

BCU SIC CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Echinocorys, 194
E. vulgaris, 194
Echinoconus (Conulus) subconicus, 194
Echinocyamus, 194
Echinoidea, 135
Echinolampas, 205, 224
E. stelliferus, 207
Echinosphaera, 118
E. aurantium, 117
Echioceras, 175
E. raricostatum, 174
Ectopistes migratorius, 377
Edaphosaurus, 145, 147, 157, 359
Edentata, 213
Edrioaster, 118
E. bigsbyi, 117
Edrioasteroidea, 108
Elasmobranchii, 180, 205
Elasmosaurus, 193, 195
Eldonia, 108
Elephantidae, 234
Elephas, 332
Ellesmerocerida, 106
Ellipsocephalus, 108
Elopteryx, 197
Elphidiidae, 203, 217
Elphidium, 217
E. fichtelianum, 218
E. aculeatum, 218
Elpistostege, 136
Emarginula, 162
Embrithopoda, 213
Embryocrinus, 156
E. hanieli, 154
Emeraldella, 112
Enantiostreon, 161
Encope, 224
E. micropora, 223
Encrinaster (Euzonosoma) tischbeini, 131, 135
Encrinus, 163, 167
E. liliiformis, 165
Endoceras, 118, 119
E. longissimum, 116
Endothyra, 141
E. bowmanni, 143
Endothyridae, 128, 141
Entelodon, 213
Entolium, 161, 177
E. discites, 164
E. disciforme, 175
Entomonotis, 161
E. ochotica, 168
Eoalulavis, 197
Eoastrion, 94, 95
Eobacterium isolatum, 91
Eoblattina, 145, 147
E. manebachensis, 145
Eocetus, 205
Eoderoceras, 175
Eoderoceratacеae, 175
Eodiadema, 177
Eodiscus, 108
Eogyrinus, 148
Eoorthis, 108
E. remnicha, 109
Eoraptor, 169
Eosphaera, 94, 95
Eospirifer, 123
E. plicatellus, 124
Eosuchia, 169
Eothuria, 118
Epihippus, 212
Epipeltoceras, 179
Epistomina, 186
E. (Höglundina) caracolla, 188
Eponinidae, 203
Equisetaceae, 356
Equisetites, 160, 173
E. arenaceus, 166
Equus, 226, 235, 375
E. caballus, 235
E. stenonis, 235, 237
Ervilia, 220
E. dissita, 221
Eryma, 177
Eryon, 177
Eryops, 154, 156
Erythrosuchus, 167
Estheria minuta, 165, 168
Euasteroceras, 175
Eubacteria, 304
Eucalyptus, 186
E. geinitzi, 185
Eudendrium, 313
Eudimorphodon, 168, 169
Euechinoidea, 163, 177
Euglenoidida, 314

B.C.U. "M. EMINESCU" IAŞI

Eukarya, 290
Eumegalodon, 132
E. cuccullatus, 130
Eumetazoa, 314
Eumorphoceras, 142, 143
E. bisulcatum, 145
Euomphalacea, 115, 122, 130, 142, 152, 162
Euomphalus, 115, 116, 162
E. alatus, 122, 123
E. pentagulatus, 142, 143
Eupatagus, 205
E. ornatus, 207
Euphoberia, 147
E. armigera, 145
Euproops, 147
E. rotundatus, 145
Eupsammia, 187, 218
Eurypterida, 126
Eurypterus, 118
E. fischeri, 122, 124
Eurypterygius, 178
Euryspirifer, 134
E. arduennensis, 131
Euryzone, 132
Eusmilus, 211, 358
Eustheria, 147
Eusthenopteron, 136
Eutheria, 382
Euzonosoma, 131
Exogyra, 191
E. columba, 190

F

Fabrosaurus, 182
Fagus, 186, 202, 215
F. antipodii, 201
F. attenuata, 216
F. sylvatica, 231
Falconiformes, 357
Fallotaspis, 89
Fasciolites, 202
Fauriella, 187
F. boissieri, 170, 183, 188
Faviidae, 173, 218
Favosites, 126, 129
F. gotlandicus, 121, 123
Felis, 225, 356, 357
F. leo, 235
Fenestella, 134, 142, 144
F. retiformis, 154, 155
Fenestellidae, 134, 155
Ferganella, 123, 124
Ficus, 186, 202
F. titanum, 201
Filicopsida, 128, 139, 173, 184
Fissipedia, 211
Fistulipora, 134
F. eifeliensis, 132
Fissurellidae, 162
Flabellidae, 218
Flabellinella, 186
Flabellipecten, 220
Flabellum, 218
Flexibilia, 114, 121
Flosculina, 202
Fordilla, 106
F. troyensis, 107
Frondicularia, 173
Fruticicola hispida, 234, 236
Fungi, 290
Fungiidae, 173, 187, 203
Furcifolium, 172
F. longifolium, 172
Fusacea, 204
Fusidae, 191, 220
Fusulina, 142
F. cylindrica, 145
Fusulinacea, 152
Fusulinella, 142
F. acuminata, 145
Fusulinidae, 142
Fusulinina, 141, 142
Fusus, 220
F. burdigalensis, 219

G

Galeomorpha, 205
Galerites, 194
Gangamopteris, 141, 150
G. cyclopteroides, 150, 151
Gasconadia, 115
G. putilla, 116
Gastornis, 205

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Gastrioceras, 142
G. listeri, 145
Gastrioceratidae, 142
Gattendorfia, 142
G. subinvoluta, 143
Gavelinella, 186
G. barremiana, 188
Gaviiformes, 197
Gazella, 228
G. brevicornis, 227
Geosaurus, 180
Germanonautilus, 162
G. bidorsatus, 164
Gervilleia, 161
G. (Hoernesia) buchi, 164
G. murchisoni, 160
Giardia, 313
Giganotosaurus, 195
Gigantoproductus, 146
G. giganteus, 144
Gigantopteris, 150
G. nicotianaefolia, 151
Ginkgo, 184
Ginkgoales, 141, 184
Ginkgoites, 161, 172
G. acosmia, 172
G. huttoni, 172
Ginkoidium, 172
G. furcinerve, 172
Ginkgophyllum, 141
G. grasseti, 140
Gloeocapsomorpha, 114, 116
Glaucomys, 356, 357
Glauconia, 191
G. strombiformis, 192
Gliravus, 213
Globigerina, 186, 203, 217
G. bulloides, 218
G. pachyderma, 232
G. postcretacea, 208
G. pseudoeocaena, 206
G. triloculinoides, 190
Globigerinatella, 217
Globigerinidae, 203, 217
Globigerinoides, 217
G. triloba, 218
Globorotalia, 203, 217
G. crassata, 206
Globorotaliidae, 203, 217
Globotruncana, 186
G. arca, 186, 190
G. lapparenti, 186, 190
G. (Abathomphalus) mayaroensis, 186, 190
Globularia, 204
Globulina, 173
Glossopteris, 38, 39, 141, 150, 161
G. browniana, 140, 150, 151
Glycymeridae, 204, 220
Glycymeris, 204, 208, 220
G. (Pectunculus) fichteli, 219
G. (= Pectunculus) obovatus, 204, 208
Glypticus, 177
Glyptodon, 238
G. reticulatus, 237
Glyptostrobus, 215, 238
G. europaeus, 216
Gobipteryx, 347
Gomphoceras, 126
G. bohemicus, 122, 123
Gomphotherium, 225
G. angustidens, 226
Goniatites, 142
G. crenistria, 143
Goniatitidae, 142
Goniochirus, 177
Goniomya, 177
Goniophora, 130
G. secans, 131
Goniophyllidae, 128
Goniophyllum pyramidale, 121, 123
Goniopora, 187, 203
Gotlandechinus, 125
Gotlandochitina, 135
Gracilisuchus, 169
Grammoceras, 176
Gravesia, 176
G. gravesiana, 179
Griffithides seminiferus, 142, 144
Grypania, 311
G. spiralis, 94
Gryphaea, 191
G. (Liogryphaea) arcuata, 174
G. esterhazi, 204, 207
G. (Pycnodonta) vesicularis, 190
Gryphaeidae, 204
Gristhorpia, 172

BOULDER CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

G. nathorsti, 172
Gunflintia, 94, 95
Gymnodinium, 184
Gymnospermae, 128
Gyroceras, 130
Gypidula, 123
G. galeata, 195
Gyrodus, 195
Gyroporella, 159
G. vesiculifera, 165

H

Haberlea rhodopensis, 239
Halkieria, 111
Halitherium, 205
H. schinzi, 210
Halobia, 161
Halorella, 163
H. amphitoma, 168
Halysites, 115, 119
H. catenularia, 116, 121, 123
Hallucigenia, 111, 112, 113
Hammatoceras, 176
Hammatoceratacea, 176
Hamites, 193
Hamulina, 187
H. subcylindrica, 189
Halysitidae, 115
Hantkenina, 199
H. liebusi, 206
Hantkeninidae, 203
Haploceratacea, 176
Haplomylus, 332
Haplophragmoides, 186
Harpagodes, 176
H. oceani, 179
Harpagolestes, 212
Harpes ungula, 130, 131
Harpoceras, 176
Hauerinidae, 217
Hecticoceras, 176
Hedera helix, 231
Helicidae, 225
Helicoprion, 156
Heliolites, 129
H. interstinctus, 121, 123
Helix, 195, 205, 225
Hemicidaris, 163, 177
Hemicidaroida, 177, 194, 205
Hemicyclaspis murchisoni, 126, 126
Hemicyprideis, 204
Henodus, 163
Hercoglossa, 191, 204
H. danica, 192, 203
Herrerasaurus, 169, 347
Hesperornis, 193, 196, 197
Heteraster, 193
Heterodiadema, 194
Heterostegina, 202, 217
H. heterostegina, 218
Heterostraci, 119, 126
Hexacorallia, 173, 203, 218
Hexacrinites, 135
H. hexagona, 129, 132
Hexanchus, 375
Hibolites, 176
H. hastatus, 175
H. semihastatus, 175
Hildoceras, 176
H. bifrons, 174
Hildoceratacea, 176
Hinia, 220
Hipparion, 226
H. gracile, 227
Hippopotamidae, 227
Hippopotamus, 227
H. amphibius, 235
H. major, 235
Hippurites, 190, 191, 193, 198
H. (Vaccinites) gosaviensis, 190
Hippuritidae, 191
Hippuritoida, 191
Hoernesia, 164
Höglundina, 188
Holaster, 194
Holasteroida, 178, 194
Holcolepis, 195
Holcophylloceras, 187
Holcoscaphites, 192
Holectypoida, 177, 194, 204
Holectypus, 178
Holoptychius, 136
H. flemingi, 133
Holostei, 180, 181
Holothuroidea, 108
Homalodotherium, 228

BC MICROCENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Homalonotus crassicaudata, 130
Hominidae, 234
Homo, 228, 234, 240, 321, 376
H. antecessor, 241, 242
H. erectus, 235, 237, 240, 242, 247, 248, 249, 250, 332
H. erectus erectus, 237, 241
H. erectus pekinensis, 237
H. ergaster, 241, 242, 247
H. floresiensis, 242
H. habilis, 240, 247, 249, 250, 332
H. heidelbergensis, 237, 241, 242
H. neanderthalensis, 235, 237, 240, 241, 242, 248, 250
H. rudolfensis, 240, 241
H. sapiens, 240, 242, 243, 248, 250, 253, 332
H. sapiens fossilis, 235, 237, 242, 250, 254
H. sapiens idaltu, 242
H. sapiens sapiens, 235, 241, 250
Homomya, 162
Homunculus, 228
Hoplitacea, 187
Hoplites, 187
H. dentatus, 189
Horneophyton, 128
Horridonia, 154, 155
Hovasaurus, 155
Hudlestoniella, 152, 153
Hudsonaster, 117, 118
Huroniospora, 94, 95
Hyaena spelea, 235
Hyaenodon, 211, 212
Hyalinea baltica, 232
Hybodus, 163, 180
Hydrobia, 225
H. vitrella, 222
H. grandis, 222
H. kelterborni, 222
Hydrobiidae, 225
Hydrodamalis gigas, 377
Hydrotherosaurus, 195, 196
Hyenia, 128
H. elegans, 129
Hylonomus, 148
Hymenoptera, 205
Hyolites, 106, 107
Hyolithellus, 110, 111
Hyopsodus, 332
Hyperodapedon, 169
Hypnum, 231
Hypohippus, 358
Hypothyridina, 133, 134
Hypsilophodon, 182
Hyracodon, 212
Hyracotherium, 211, 212
H. venticolum, 210
Hyrcania, 233
Hysterolites, 134
Hystrichospaeridium, 214

I

Ichthyocrinus, 125
Ichthyornis, 196, 197
Ichthyosauria, 180
Ichthyosaurus, 180
I. (Eurypterygius) communis, 178
I. (Stenopterygius) quadriscissus, 178
Ichthyostega, 133, 136, 137, 318
Icriodus, 133, 135
Iguanodon, 195
Illaenus, 118
I. esmarckii, 116
Imitoceras, 142
I. rotatorium, 143
Imitoceratidae, 142
Inadunata, 118, 125, 135, 156, 163
Indricotherium, 212
Inoceramidae, 191
Inoceramus, 198
I. balticus, 190, 191
I. labiatus, 190, 191
I. lamarcki, 190, 191
I. schloebachi, 190, 191
I. sulcatus, 188, 191
Inostrancevia, 157, 358
I. alexandri, 154
Involutina, 173
Involutinidae, 173
Irus, 221
Isastrea, 173, 179, 187
Isocrinus, 163
Isognomon, 177

BOU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Isognomonidae, 204
Isthmia, 205
Itieria, 176
I. cabaneti, 179

J

Joannites, 162
J. cymbiformis, 166
Jamoytius (=Jaymoytius) kerwoodi, 125, 126
Jerea, 187
Juglans, 186, 202, 215
J. acuminata, 216

K

Kalbarria brimmellae, 318
Karaurus, 181
Kentrosaurus, 182
Kenyapithecus, 228
Kiaeraspis, 131, 136
Koninckina, 163
Kosmoceras, 176
Kosmoclymenia, 133
Kotlassia, 156
K. prima, 154
Kronosaurus, 195
Kuehneosaurus, 170
Kutorgina, 108
K. cingulata, 107
Kutorginacea, 108

L

Labidosaurus, 157
Labyrinthodontia, 147
Laevicardium, 220
L. kübecki, 219
Laganum, 204
Lagena, 161, 217
Lamellaptychus, 187
Lamna, 195, 205, 209
Lanarkia, 126
L. spinosa, 125
Laocaetis, 173
L. paradoxa, 179
Latimaeandria, 173
L. plicatum, 179
Latimeria, 371, 374, 375
L. chalumnae, 66
Latouchella, 110, 111
Laugia, 163
Laurus, 185, 202, 215
L. forbesi, 201
L. palaeocretacica, 185
Leanchoilia, 112, 113
Lebachia, 141
Lebachia (=Walchia) piniformis, 151
Leda, 176, 207
L. (=Nuculana) deshayesiana, 204, 207
Leioceras, 176
L. opalinum, 175
Leiospheridia, 214
Lemmus lemmus, 235
Lenargyrion, 110, 111
Lenticulina, 173, 186
L. nodosa, 188
Leodicites, 135
Leperditia baltica, 122, 124
Lepidocyclina, 202, 217
L. (Nephrolepidina) tournoueri, 218
Lepidocyclinidae, 202, 217
Lepidoderma, 147
L. mansfieldi, 145
Leperditia baltica, 122
Lepidodendron, 139, 148, 157
L. aculeatum, 140
L. veltheimi, 140
Lepidophloios, 148
Lepidopsida, 121, 128, 139,
Lepidoptera, 205
Lepidopteris, 173
L. ottonis, 172
Lepidosauria, 170
Lepidosauromorpha, 157, 167, 169
Lepidosteus, 205
Lepidostrobus, 139, 327
Lepidotus, 163, 180, 195
Lepospondyli, 165
Leptaena, 118, 122
L. rhomboidalis, 124

BCU SCIENTIFIC UNIVERSITY LIBRARY

Leptobos, 228
Leptocythere, 224
Leptodus, 154, 155
Leptolepis, 180
L. dubius, 178
Leptomitus, 106
Lepus variabilis, 235
Lichenoides, 108
L. crispus, 109
Lichida, 130
Lima, 162, 177
L. striata, 164
Limidae, 162, 177
Limnocardiidae, 220, 234
Limnocardium, 220
L. shedelianum, 223
Limulitella, 162
Limulaceae, 162
Linga, 220
L. columbella, 221
Lingula, 118
Lingulella, 108
L. nathorsti, 107
Lingulidae, 204
Linoporella, 171
Linthia, 204
L. heberti, 206
Liogryphaea, 174, 177
Liopleurodon, 180
Liostrea, 177
L. acuminata, 175
Liquidambar, 215
L. europaeus, 216
Liriodendron, 186, 231, 238
L. meeki, 185
Listriodon, 227
Lithoglyphus, 225
L. acutus, 222
Lithostrotion, 142, 152
L. irregulare, 143
Lithostrotionidae, 142
Lithothamnium, 214, 217
Litopterna, 209, 238
Littorina littorea, 232, 233
Lituites, 118, 119
L. lituus, 116
Loftusia, 186
Lonchopteris, 141
L. rugosa, 140
Longisquama, 170
Lonsdeleia, 142
L. floriformis, 143
Lonsdeleiidae, 142
Lopha, 177, 191
Lophiodon, 212
L. leptorhynchus, 210
Lophocythere, 177
Lophospira, 122
L. bicincta, 123
Loricula, 193
Loxonema, 162
Loxonematacea, 115, 130, 142, 152, 162, 176, 204
Lucina, 203, 220
L. borealis, 232, 233
L. concentrica, 204, 207
L. gigantea, 204
Lucinidae, 204, 220
Ludwigia, 176
L. murchisone, 174
Lunulites, 204
L. vicksburgensis, 208
Lychnus, 195
Lymnaea, 205
Lyginopteris, 141
Lyriodon, 175
Lystrosaurus, 38, 167
Lytoceras, 174, 180, 187
L. (Pachylytoceras) jurense, 174
Lytoceratida, 173, 187
Lyttonia, 155
L. (Leptodus) nobilis, 154

M

Macacus, 228
Machairodus, 225, 226, 228, 235, 383
Maclurites, 115
M. logani, 116
Macrauchenia, 238
Macrocephalites, 176
M. macrocephalus, 179
Macrocystella, 118
M. mariae, 117
Macrodentina, 177
Macropneustes, 205

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Macroporella, 159
Macroscaphites, 187, 193
M. yvani, 189
Macroscelidea, 374
Macrura, 177
Mactra, 219
M. bulgarica, 221
M. caspia, 221
M. karabugasica, 233, 234
M. pallasii, 221
M. podolica, 221
M. subcaspia, 233, 234
M. vitaliana, 221
M. vitaliana fabreana, 221
Mactridae, 220
Madreporidae, 203
Maenioceras, 130
M. terebratum, 130, 122
Magas, 193
M. pumilus, 194
Magnolia, 185, 202, 231, 238
Maiasaura, 197
Mammalia, 163, 182, 382
Mammites, 187
M. nodosoides, 192
Mammuthus, 234
M. (Archidiskodon) meridionalis, 235
M. trogontherii, 234, 235
M. primigenius, 234, 235, 236, 239
Maniraptora, 349
Manticoceras, 130, 134
M. intumescens, 130, 133
Manticoceratidae, 130
Marginulina, 173
M. prima, 174
Marginulinopsis, 186
M. djaffensis, 188
Mariopteris, 141
M. muricata, 140
Marmota, 235, 356
Marella, 112, 113
Marsupialia, 382
Marsupites, 195
M. testudinarius, 194
Martinia greenlandica, 154
Massospondylus, 169
Mastodonsaurus, 165, 320
M. giganteus, 168
Medlicottia, 138, 148, 155, 158
M. orbignyana, 152, 153
Medusinites, 97
Medusites, 106
M. lindströmi, 107
Megacardita, 220
M. jouanneti, 221
Megaceros, 239, 383
M. euryceros, 235, 237
Megalodon, 161
M. (Eumegalodon) cucculatus, 132
M. scutatus, 168
Megalodontidae, 130, 161
Megalomus, 122
M. canadensis, 123
Megalosaurus, 182, 346
Meganeura, 147, 145, 148
Megaraptor, 195
Megateuthis, 176
M. giganteus, 175
Megatherium, 238
Melanopsidae, 225, 234
Melanopsis, 225
M. fossilis, 222
M. onusta, 222
M. bouei rarispina, 222
M. pareyssi, 239
M. slavonica, 234
M. (Canthidomus) soubeirani, 222, 234
M. vindobonensis, 222
Melita, 224
Melonechinus, 146
Melonella, 173
Mentzelia, 163
M. mentzeli, 165
Merostomoidea, 108
Merychippus, 226, 227, 228, 358, 360
Mesodesmatidae, 220
Mesohippus, 212
Mesonychia, 211, 212
Mesonyx, 212
Mesophyllum, 132
Mesopithecus, 228
Mesosaurus, 38, 148, 154, 157
Metamynodon, 212
Metasequoia, 238

BC CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Metaxygnathus, 136
Metriorhynchus, 180
Michelinia, 142, 152
M. favosa, 143
Michelinoceras, 122, 130, 162, 164
Micraster, 77, 194
M. coranguinum, 194
M. cortestudinarium, 194
Microbrachis, 147
Microdictyon, 111
Micromelaniidae, 222
Micropsalis, 204
Microraptor, 371
Microsolenidae, 173
Miliola, 203
Miliolidae, 203, 217
Milionina, 186
Millerella, 142
M. marbiensis, 145
Millericrinus, 177
M. milleri, 178
Mimagoniatites, 130
M. zorgensis, 131
Miocidaris, 163
Miogypsina, 202, 208, 217
M. günteri, 218
Miogypsinidae, 202, 217
Miohippus, 212, 226, 358
Mitrocystis, 119
Mixoneura, 141
M. sarana, 140
Mixosaurus, 163
M. cornalianus, 165
Modiolopsidae, 130
Modiolopsis, 115
Modiola, 220
M. denysiana, 221
M. incrassata, 221
M. incrassata minor, 223
M. sarmatica, 221
Modiolus, 176
Moeritherium, 212, 210, 364
Mohrensternia, 222
M. inflata, 219
Moltenia, 161
Monobrachiocrinus, 154, 156
Monoclonius, 195
Monodacna, 220
M.(Pseudocatillus) pseudocatillus, 223
Monograptus, 125
M. (Demirastrites) convolutus, 125
M. priodon, 125
M. sedgwicki, 125
M. (Spirograptus) turriculatus, 125
Monophyllites, 162
M. aonis, 164
Monopleura, 191
M. trilobata, 188
Monopleuridae, 191
Monotidae, 161
Monotis, 161
M. salinaria, 167
Montlivaltia, 173, 187
M. norica, 161, 166
Montlivaltiidae, 173, 187, 203
Morganucodon, 170
Moschops, 157
Mosasaurus, 195
Munella, 144, 145
Murchisonia, 122, 130, 162
M. bilineata, 131
M. binodosa, 132
M. (Cheilotoma) blumi, 165
M. verneuliana, 142, 143
Murchisoniidae, 162
Muriacea, 204
Muricidae, 220
Murex, 220
M. turonensis, 219
Mus, 356, 357
Mya truncata, 232, 233, 230
Myalina ornata, 130, 133
Myalinidae, 130
Myliobatis, 205
Mylodon, 238
M. robustus, 237
Myoida, 204
Myophoria, 161, 176
Myophoria (Costatoria) costata, 160
M. elegans, 164
M. (Costatoria) goldfussi, 168
M. kefersteini, 168
M. orbicularis, 164

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

M. pesanseri, 164
M. traversa, 168
M. vulgaris, 164
Myriapoda, 126
Myrica, 186, 202, 215
M. acuta, 185
Myrmecobius, 356, 357
Myrmecophaga, 356, 357
Mytilidae, 147, 176, 220
Mytilus, 176
M. senegalensis, 232

N

Naiadites, 147
Nannobelus, 176
Naroia, 112
Nassa, 220
N. prismatica, 222
Nassellaria, 173
Naticidae, 191, 220
Natica, 191, 220
N. lactea, 232
Naticacea, 204
Naticidae, 191, 220
Naticopsis, 162
N. meriani, 165
Nautilida, 162, 176, 222
Nautilidae, 204
Nautiloidea, 130, 191
Nautilus, 375
Necrolemur, 211
Neithea, 191
N. quinquecostata, 190
Neobelemnitidae, 204
Neocalamites, 173
Neococcolithes, 184
N. lososnensis, 185
Neocomites, 187
N. neocomiensis, 188
Neocribrella, 203
Neohibolites, 191
N. minimus, 189
N. ultimus, 192
Neornithes, 205, 347
Neoselachii, 205
Nephrolepidina, 218
Nerinea, 174, 176, 191
N. incavata, 192
N. (Simploptyx) nobilis, 192
Nerineacea, 176
Neritacea, 152, 162, 204
Nerineidae, 188
Nerita, 204
Neritina, 191, 234
N. khurensis, 152, 153
Neritidae, 191, 225, 234
Neritopsis, 162
N. costata, 160
Neuropteridium, 150
N. validium, 150
Neuropteris, 141
N. ovata, 140
Nilssonia, 161, 172
Nilssoniales, 184
Nimravus, 211
N. intermedius, 210
Nipponites, 187, 354
Nisusia, 108
N. festinata, 107
Nodosaria, 161, 217
Nodosariidae, 173, 217
Nonion, 217
N. granosum, 218
Nonionidae, 217
Notharctus, 211
Nothofagus, 186, 202
Nothosauria, 163
Nothosaurus, 163, 167
N. mirabilis, 165
Nothura maculosa, 375
Notidanus, 205
N. primigenius, 210
Notoryctes, 356, 357
Notostylops, 209
Notoungulata, 209, 238
Nubeculariidae, 217
Nubecularia, 217
N. novorossica, 218
Nucula, 130, 220
Nuculana, 176, 207
Nuculanidae, 176, 204
Nuculidae, 130, 220
Nuculoida, 204
Nummultidae, 202, 217
Nummulites, 202
N. fichteli, 208

BC UNIVERSITY CENTRAL LIBRARY

N. fraasi, 203
N. globulus, 206
N. intermedius, 208
N. laevigatus, 206
N. perforatus, 206
N. planulatus, 206
N. solitarius, 203
N. vascus, 208
Nymphaea lotus, 239

O

Obolacea, 108
Obolella, 108
O. chromatica, 107
Obolus, 118
O. apollinis, 117
Octoedryxium, 96
Odobenus, 225
Odontaspis, 205
O. hopei, 210
Odontopteris, 141, 150
O. reichiana, 140
Oelandia, 106
O. acuticosta, 107
Ogmoconcha, 177
Okapia, 375
Olenellus, 89, 108
O. kjerulfi, 107
Olenoides, 108
O. curticei, 109
Olenus, 108
O. truncatus, 109
Oligocythereis, 177
Oligoporella, 159
Oliva, 219
O. clavula, 220
Olividae, 220
Omomys, 211
Omphalocyclus, 186
Omphaloptychia, 162
Omphyma substriatum, 121, 123
Onychiopsis, 184
O. mantelli, 185
Oomycetes, 313
Opabinia, 112, 113
Operculina, 202, 217
O. complanata, 218
Ophthalmosaurus, 180, 195, 196
Ophidioceras, 126
Ophiuroidea, 135
Oppelia, 176
O. (Streblites) tenuilobatus, 179
Orbitoididae, 186
Orbitoides, 186
O. media, 190
Orbitolina, 183
O. concava, 186, 190
O. conoidea, 186, 188
O. lenticularis, 186, 188
Orbitolinidae, 186
Orbitolites, 202
O. complanatus, 206
Orbulina, 217
O. universa, 218
Oreopithecus, 228
Ornithischia, 169, 182, 195
Ornithocheirus, 197
Ornithopoda, 182
Ornithosuchus, 167
Orohippus, 212
Orrorin, 240
O. tugenensis, 241
Orthacea, 108
Orthida, 118, 122, 144
Orthis, 118, 122
O. calligramma, 117
Orthoceras, 118, 119, 126
O. tumidum, 116
Orthophragmina, 202
Orthonychia, 122
O. elegans, 123
Orthotetes umbraculum, 134, 132
Orusia, 108
O. lenticularis, 109
Oscillatoria, 94
Osmondalis, 185
Osteichthyes, 382
Osteolepis, 132, 136
Osteostraci, 126
Ostrea, 161, 219
O. bellovacina, 203, 204
O. digitalina, 219
O. montis caprilis, 168
Ostreidae, 161, 177, 191, 204, 220
Otoceras, 162
O. woodwardi, 160

BCU LAUSANNE CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Otozamites decorus, 172
Ouranosaurus, 359
Ovibos moschatus, 231, 235
Oviraptoridae, 347
Oxyaena, 210, 211
Oxycerites, 176
O. aspidoides, 175
Oxyteuthis, 191
O. brunsvicensis, 189
Oxytoma, 176
O. costata, 175
Ozarkodina, 135

P

Pachycardia, 161
P. rugosa, 168
Pachydacna, 220
P. cimmerica, 223
Pachydiscus, 187
P. neubergicus, 192
P. seppenradensis, 187
Pachyprionopleura, 220
Pachyrachis, 197
Palaechinoida, 146
Palaeocycas, 172
Palaeonaja, 225
Palechinidae, 125, 156
Palaechinus, 146
P. elegans, 144
Palaeochiropteryx, 213
Palaeocopida, 118
Palaeoctopus, 191
Palaeocyparis, 171
P. princeps, 172
Palaeodictyoptera, 158
Palaeoloxodon antiquus, 234, 235, 236
Palaeomaston, 210, 212
Palaeomerycidae, 227
Palaeomeryx, 227
Palaeonisciformes, 147
Palaeoniscus, 156
P. freislebeni, 154
Palaeoparadoxia, 225, 226
Palaeophonus, 122, 124
Palaeopsammia, 187
Palaeoryctes, 209
Palaeotherium, 212
P. magnum, 210
Paleomerus, 108
P. hamiltoni, 107
Palmoidopteris, 185
Panderichthys, 133, 136, 137
Pandanus, 186
Panomya, 233
Panopea (Panomya) norvegica, 232, 233
Panopeidae, 162
Pantodonta, 209
Parabos, 228
Paracidaris, 178
Paradacna, 220
P. abichi, 223
Paradoxides, 108, 110
P. bohemicus, 109
Paraendothyra, 141
Parafusulina, 152
P. nosonensis, 153
Paramodiola, 122
P. glabra, 123
Paramys, 213
Paranthropus, 234, 237, 240
P. robustus, 241
Parapachydacna, 220
Parapithecus, 212
Parasaurolophus, 195, 196
Paraspirifer, 134
Paraschwagerina, 153
Parasuchus, 167
Parazoa, 314
Pareiasaurus, 157
Parkinsonia, 176
P. parkinsoni, 175
Parvancorina, 95, 96, 97
Passaloteuthis, 176
Pecopteris, 141, 150
P. arborescens, 140
P. feminaeformis, 151
Pecten, 220
P. (Aequipecten) asper, 191
P. (Aequipecten) elegans, 219
P. hornensis, 219
P. jacobeus, 223
P. maximus, 232
Pectinidae, 161, 177, 191, 204, 220
Pectunculus, 204, 219
P. (Glycymeris) obovatus, 208
Pelecyora, 203

BC CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

P. westendorpi, 207
Peltoceras, 176
P. (Epipeltoceras) bimammatum, 179
Peltura, 108
P. scarabeoides, 109
Pelycodus, 332
Pelycosauria, 147
Pemphix, 162
Pennatularia, 97
Pentacrinus, 163, 177, 195
P. dargniesi, 178
Pentamerida, 123
Pentameridae, 134
Pentamerus, 123
P. borealis, 123
P. oblongus, 124
P. (Sieberella) sieberi, 131, 134
Pentremites, 146
P. godoni, 144
Peregrinella, 193
P. peregrina, 189
Pericyclus, 127, 138, 142
P. princeps, 143
Perischoechinoidea, 163, 177
Perissodactyla, 212, 235
Perisphinctacea, 176, 187
Perisphinctes, 176, 179, 180
P. (Arisphinctes) plicatilis, 179
Permosoma, 152
Permoteuthis, 152
Perna, 204
P. soldani, 208
Pernidae, 152, 161, 177
Peronidella, 173
P. dumosa, 179
Petalocrinus, 125
P. mirabilis, 125
Petaurus, 356, 357
Peteinosaurus, 169
Petrolacosaurus, 145, 147
Phacopida, 118, 122, 130
Phacopidella, 122
Ph. glockeri, 124
Phacops, 122
Ph. fecundus, 130, 131
Phaeophyceae, 97
Pharingolepis, 126
Phascolomys, 356
Phenacodus, 209
Ph. primaevus, 209
Phillipsastreidae, 129
Phillipsia gemmulifera, 142, 144
Phiomia, 212
Phoca, 225
Pholadomya, 177, 191
Ph. puschi, 204
Ph. ludensis, 204, 207
Ph. murchisoni, 175
Pholadomyidae, 177, 191, 204
Pholadomyoida, 204
Pholas (Zyphraea) crispata, 232
Pholidophorus, 163
Phororhacos, 205, 225
Phragmoceras, 126
Ph. broderipi, 122, 123
Phragmoteuthis, 162
Phyllocardium, 220
Ph. planum, 223
Phylloceras, 174, 180
Ph. heterophyllum, 174
Phylloceratida, 162, 173, 187
Phyllograptus, 119
Ph. typus, 117
Phyllotheca, 150, 160
Ph. scyphulifera, 151
Ph. schtschurowskii, 151
Phymosoma, 194
Phymosomatoida, 194
Phymosomatoidea, 177
Physa, 205
Ph. gigantea, 203
Physeter catodon, 66
Phytosauria, 167, 361
Picea, 202, 216
P. abies (=excelsa), 231
Pikaia, 108, 110, 112, 113
Pilosa, 238
Pinacoceras, 162
P. metternichi, 165
Pinus, 202, 216
P. palaeostrobus, 201
P. silvestris, 231
Pirenella, 225
P. disjunctoides, 222
P. caspia, 222
Pityites, 184
Placodontia, 163

BCU LAUSANNE CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Placochelys, 163
Placodus, 163, 167
P. gigas, 165
Placosmiliidae, 203
Plagiaulax, 181, 182
Plagiodacna, 220
P. modiolaris, 223
Plagiostoma, 177
P. gigantea, 174
Planorbidae, 225
Planorbis, 205
P. ponticum, 225
Plantae, 290
Platanaster, 118
Platanus, 185, 202, 215
P. aceroides, 216
Plateosaurus, 168, 168
Platyceras formosum, 122, 123
Platyceratacea, 122
Platycrinites, 146
P. hemisphaericus, 144
Platyhystrix, 359
Platysomus, 155, 156
P. gibbosus, 154
Platystrophia, 118
P. lynx, 117
Plectronoceras, 106, 109, 110
Plesiadapis, 198, 211
Plesiastrea, 218
Plesiosauria, 180, 382
Plesiosaurus, 178, 180
Plethodon, 375
Pleuracanthus, 147
Pleuroceras, 175
P. spinatum, 174
Pleurocystis, 118
P. filitextus, 117
Pleurodictyidae, 142
Pleurodictyum problematicum, 130, 131
Pleuromeia, 160, 169
P. sternbergi, 160
Pleuromya, 162
Pleuromyidae, 162
Pleuronectites, 161
Pleurophoridae, 152
Pleurophorus, 152
P. costatus, 153
Pleurotoma, 204, 220, 222
P. (Turris) belgica, 208
P. cataphracta, 219
Pleurotomaria, 122, 130, 176
P. (Euryzone) delphinuloides, 132
Pleurotomariacea, 115, 122, 130, 142, 152, 162, 176
Pleurotomidae, 220
Plicatula, 191
P. placunea, 188
Pliohippus, 226
Pliopithecus, 227, 228
Plotosaurus, 193
Pluriloculina, 161
Podocarpus, 202
Poleumita, 122
P. discors, 123
Polydolops, 209
Polyedryxium, 135
Polygnathus, 133, 135
Polyptychites, 187
P. polyptychus, 189
Pontalmyra, 234
Popanoceras multistriatum, 152, 153
Populus, 185, 202, 216
P. primigenia, 201
Poricellaria, 204
Poritidae, 187, 203
Portheus, 195
P. coronii, 196
Portlandia, 232, 233
Portunus, 204
Posidonia, 142, 177
P. alpina, 175
P. becheri, 143
P. permica, 152, 153
Posidoniidae, 177
Potamides, 204, 222
P. lamarcki, 208
P. plicatus, 219
Potamididae, 222, 225
Praealveolina, 186
Praeanthropus, 240
P. africanus, 240, 241
P. afarensis, 240
P. anamensis, 240
Praecardioidae, 130
Praeglobotruncana, 186
P. helvetica, 190
Prasopora, 118
P. grayae, 117

BCU LAUSANNE CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Primates, 211
Primelephas, 226
Prioniodus, 119
Pristichampus, 205
Proboscidea, 212
Procamelus, 227
P. gracilis, 227
Procelariiformes, 197
Procerithium, 162, 176
Procervulus, 227
Procompsognathus, 169
P. triassicus, 168
Proconsul, 228
Productidae, 134, 155
Productus, 127, 138, 148, 155, 158
P.(Cancrinella) cancrini, 154, 155
P.(Horridonia) horridus, 154, 155
P. longispinus, 144
Proetacea, 142
Proetus, 142, 155
P. cuvieri, 130, 132
Proganochelys, 167, 168
Progymnospermidae, 128
Prolacerta, 170
Prolecanitida, 162
Prolobites, 130
P. delphinus, 130, 133
Prolobitidae, 130
Promathilda, 176
Pronorites, 142
Pronoritidae, 142
Propalaeohoplophorus, 228
Propliopithecus, 212
P. haeckeli, 210
Prosodacna, 220
P. haueri, 223
P. munieri, 223
P. neumayri, 223
Protarchaeopteryx, 371
Protaxocrinus, 118
P. elegans, 117
Protelphidium, 203
Proterosuchia, 167
Prothylacinus, 225
Protista, 290
Protobatrachus, 165
Protocardia, 177
Protoceratops, 195
Protocetus, 205
Protolepidodendron, 128, 129, 318
Protolycosa, 147
P. anthracophila, 145
Protorosauria, 169
Protoschizodus, 142
Protosiren, 205
Protospongia, 106, 115
Protungulatum, 198
Prouddenites, 142
P. primus, 145
Provipera, 225
Pseudocatillus, 223
Pseudomelania (Hudlestoniella) gubleri, 152, 153
Pseudomonotis, 152
Pseudopecten, 177
P. aequivalvis, 174
Pseudophillipsia, 155
P. sumatrensis, 153
Pseudoprotophyllum, 38
Pseudoschwagerina, 152
P. moelleri, 153
Pseudosporochnus, 128
P. nodosus, 129
Psiloceras, 175
P. planorbis, 158, 170, 174
Psiloceratacea, 175
Psilophyton, 128, 129, 137, 318
Psilopsida, 121, 128
Psilunio, 220
P. bielzi, 234
P. condai, 234
P. herjei, 229
P. subrecurvus, 223
Ptenophyllidae, 128
Pteranodon, 195, 196
Pteraspis, 126, 131, 136
P. rostratus, 125, 126
Pteria, 161, 176
Pteridinium, 97
Pteridophyta, 121, 128
Pteridospermae, 128
Pterichthyodes, 136
P. milleri, 132
Pteriidae, 115, 130, 142, 152, 161, 176
Pterinea, 130
P. lineata, 131
Pterinopecten, 142
P. papyraceus, 145

BOSTON UNIVERSITY CENTRAL LIBRARY

Pterocarya, 202, 238
P. castaneifolia, 201
Pterodactyloidea, 182
Pterodactylus, 181, 182
Pteroida, 191, 204
Pterophyllum, 152, 161
P. jaegeri, 166
Pterosauria, 168, 182, 382
Pterospermopsis, 135
Pterygotus, 126
P. buffaloensis, 122, 124
Ptilodus, 197
P. montanus, 196
Ptychites, 162
P. studeri, 164
Ptychodus, 195, 196
Ptychopariida, 108, 118, 122, 130
Punctospirifer pulcher, 155
Pupa, 205
Pupilla muscorum, 234, 236
Pursongia, 150
P. amalitykii, 151
Pycnodonta, 190
Pygope, 177, 193
P. janitor, 178
Pygurus, 178
Pyrgo, 161, 217
Pyrgoma, 224
Pyrina, 194
Pyrotheria, 358

Q

Quercus, 186, 201, 202, 215
Q. robur, 231, 236
Q. sessiliflora, 231
Quetzalcoatlus, 203, 217
Quinqueloculina, 203, 217
Q. seminulum, 218

R

Radiolites, 191
R. angeoides, 190
Radiolitidae, 191
Rafinesquina, 118
R. alternata, 117
Rahonavis, 197
Ramonda heldreichii, 239
R. myconi, 239
R. serbica, 239
Rangea, 95, 97
Rangifer tarandus, 235, 237
Ranina, 204
Raninella, 193
Rastrites, 125
R. linnaei, 125
R. longispinus, 125
Rauisuchia, 167
Redfieldia, 166
Redlichia, 108
R. chinensis, 107
Redonia, 115
Reinholdella, 173
Rensselaeria, 135
R. strigiceps, 131
Reptilia, 382
Requienia, 191
R. ammonia, 188
Requieniidae, 191
Reticuloceras, 142
R. reticulatum, 145
Rhabdocidaris, 177, 205
Rhabdoporella, 114, 116
Rhabdosphaera, 184
Rhacopteris, 141
R. circularis, 140
Rhaetavicula, 161
R. contorta, 168
Rhamphorynchoidea, 169, 182
Rhamphorhynchus, 181, 182
Rhiniopora, 193
R. cacus, 194
Rhinobatus, 180, 195, 196
Rhinoceros, 226
R. leptorhinus, 227
R. tichorhinus, 236
Rhinocerotidae, 234, 235
Rhizobium, 368
Rhododendron ponticum, 231, 236
Rhodophyceae, 106
Rhodophyta, 184, 214
Rhopalastrum, 217, 218
Rhopalodictyum, 218
Rhynchocyon, 374
Rhynchonella, 123, 163, 177, 193

BCU CASA CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

R. (Ferganella) borealis, 123, 124
R. (Hypothyridina) cuboides, 133, 134
R. decurtata, 165
R. decorata, 178
R. depressa, 189
Rhynchonellida, 123, 134, 177
Rhynchonellidae, 163, 193, 204
Rhynchosauria, 169
Rhynia, 128, 129, 318
Rhytina stelleri, 377
Richthofenia, 155
R. communis, 154, 155
Richthofeniidae, 144
Rimella, 204
R. fissurella, 207
Rissoidae, 222
Rodentia, 213, 374
Romaniceras, 187
R. deverianum, 192
Romanites, 162
R. simionescui, 166
Rostellaria, 204
R. columbaria, 207
Rostrospiracea, 163
Rotalia, 203
Rotaliidae, 203, 217
Rotaliina, 186
Roundya, 133, 135
Rotalipora, 186
R. appenninica, 186, 190
Rugunio, 220
Rumanunio, 220, 223

S

Sabal, 215
Sabalites, 202
S. major, 201
Saccocoma, 177, 180
S. tenella, 178
Sageceras, 162
S. heidingeri, 166
Sagenopteris, 141, 172
Sagittaria sagittifolia, 326
Sahelanthropus, 240
Saiga, 383
Salenia, 194, 205
Salenoida, 177
Salix, 185, 202, 216
S. angusta, 201
S. herbacea, 231, 236
S. polaris, 231, 236
Saltoposuchus, 168
Salvinia natans, 231
Sao, 108
S. hirsuta, 109
Sargassum, 71
Sapindus, 215
S. falcifolium, 216
Sassafras, 186, 202
S. palevoyi, 185
S. primigenium, 201
Saurichthys, 163, 168
Saurischia, 168, 169, 181, 182, 195
Sauropleura, 156
Sauropoda, 182
Scalpellum, 193
Scandentia, 374
Scaphignathus, 135
Scaphitacea, 187
Scaphites, 187
S. geinitzi, 192
S. binodosus, 192
S. (Holcoscaphites) constrictus, 192
Scenella, 106, 110
S. reticulata, 107
Schackoina, 186
S. cenomana, 190
Schistoceras, 142
S. missouriense, 145
Schistoceratidae, 142
Schizaster, 204, 224
S. archiaci, 207
Schizodus obscurus, 152, 153
Schizoneura, 150, 160
S. gondwanensis, 151
Schizoporella, 224
S. montifera, 221
Schwagerina, 152
S. (Paraschwagerina) yabei, 153
Sciadophyton, 128, 129, 137
Sciurus, 374
Scleractinia, 173, 203, 218
Sclerorhynchus, 195
Sclerospongea, 115

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Scolithus, 106, 107
Scomber, 205
Scutella, 204, 224
S. subrotundata, 221
Scutellum, 122
S. paliferum, 130, 131
Scutosaurus, 157
S. karpinski, 154
Scyphozoa, 163
Seymouria, 156
Semionotus, 163, 167
S. bergeri, 168
Semiophorus, 205
Sepiida, 176, 204, 222
Sequoia, 38, 184, 202, 215, 238
S. ambigua, 185
S. couttsiae, 201
S. heterophylla, 185
Seriola, 205
Serratocerithium, 204
S. serratum, 207
Shonisaurus, 163
Shuvuuia, 371
Siderastrea, 187
Siderastreidae, 187
Siderolites, 186
S. calcitrapoides, 191
Sidneyia, 112
Sieberella, 131, 134
Sigillaria, 139, 150, 157
S. brardi, 151
S. denudata, 151
S. elegans, 140
S. elongata, 140
Signacularia, 150
Simploptyx, 192
Sinornithosaurus, 371
Sinosauropteryx, 371
Sinostylops, 209
Sinuopea, 115
S. sweeti, 116
Siphonia, 187
S. tulipa, 191
Siphonodosaria, 217
S. aculeata, 218
Siphonotretacea, 108
Sissena apsara, 152, 153
Sivapithecus, 228
Smilodon, 225, 237, 383
Solen, 220
S. subfragilis, 219
Solenastrea, 218
Solenidae, 220
Soleniscus, 130
S. subcostatus, 132
Solenopora, 114, 171
Solenoporaceae, 171
Soritidae, 202
Spalacotherium, 182
Spatangoida, 194, 205, 224
Speetoniceras, 187
S. progrediens, 188
Sphaeroidinella, 217
Sphaerulites, 191
Sphenacodon, 157
S. ferox, 154
Sphenodon, 374
Sphenodontia, 170, 182, 205
Sphenolithus, 214
Sphenophycus, 114
Sphenophyllum, 139, 150
S. oblongifollium, 151
S. verticillatum, 140
S. cuneifolium, 140
Sphenopteris, 141, 150
S. hoeninghausi, 140
S. ovata, 140
S. striata, 140
Spinosaurus, 359
Spirifer, 123, 158
S. alatus, 154, 155
S. (Euryspirifer) arduennensis, 131, 134
S. (Theodossia) anossofi, 133, 134
S. (Paraspirifer) cultrijugatus, 132, 134
S. (Delthyris) elevatus, 123
S. (Hysterolites) hystericus, 131, 134
S.(Choristites) mosquensis, 144, 145
S. (Acrospirifer) primaevus, 131, 134
S. (Cyrtospirifer) rugulatus, 155
S. striatus, 143, 144
S. (Munella) supramosquensis, 144, 145
S. tornacensis, 143, 144

BC RESEARCH/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

S. (Cyrtospirifer) verneuili, 133, 134
Spiriferella keilhavii, 155
Spiriferida, 123, 134, 143, 177
Spiriferidae, 155, 163
Spiriferina, 163, 177
S. muensteri, 174
S. walcotti, 174
Spirocyclinidae, 186
Spirograptus, 125
Spirulirostra, 204, 222
Spondylidae, 177, 191, 203
Spondylus, 177, 191, 204
S. tenuispina, 208
Spriggina, 95, 96, 97
Spumellaria, 217
Squalodon, 224, 225
Squalus, 195, 196
Squamata, 182, 205, 382
Stagonolepis, 167, 168
Stamenocella, 193
S. cuvieri, 194
Staurocephalites, 135
Stegodon, 225
S. clifti, 226
S. ganesa, 226
Stegosauria, 182
Stegosaurus, 181, 182
Stellispongia, 152, 173, 179
S. lobata, 153
Stelleroidea, 135
Stenaster, 118
Stenodictya, 147
S. lobata, 145
Stephanoceras, 176
S. humphresianum, 175
Stephanoceratacea, 176
Stephodinium, 184
Stethacanthus, 146
Stictoporella, 118
S. cribrosa, 118
Stigmaria, 139, 327
S. ficoides, 140
Stilostomellidae, 217
Stomatopora, 177
Stomechinus, 177
Streblites, 179
Streptelasma, 115, 116
Stringocephalus burtini, 132, 135
Stromatocystis, 108
S. pentangularis, 107
Stromatopora, 115, 128, 132
Stromatoporoidea, 115, 128
Strombacea, 176, 204
Strombus bubonius, 232, 233
Strophalosia goldfussi, 154, 155
S. horrescens, 154, 155
Strophomena, 118, 119, 123
S. rugosa, 117
Strophomenida, 118, 123, 144, 155
Strophomenidae, 134, 155
Struthiomimus, 195, 196
Stylartus, 186
Stylina, 187
Stylinidae, 173, 187
Styliolina, 130
S. fissurella, 130
Stylodacna, 220
S. heberti, 223
Stylonurus, 131
Styracosaurus, 195
Styracoteuthis, 204
Subulites, 115
S. regularis, 116
Succinea oblonga, 234, 236
Suidae, 227
Sus, 227
Symmetrodonta, 170, 182
Synapsida, 147
Synastreidae, 173
Syringopora, 142
Syringoporidae, 142

T

Taeniopteris, 141, 150
T. jejunata, 140, 151
Talpa, 356
Tanystrophaeus, 168
Tapes, 220
T. aureus, 232
T. dianae, 232
T.(Irus) gregarius ponderosa, 221
Tapirus, 375
Tarbosaurus, 195
Taxodium, 38, 202, 215, 231, 238
Taxus baccata, 231

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Teisseryromya, 220
Teleosaurus, 180
Teleostei, 180
Tellina, 162, 220
T. planata, 221
Tellinidae, 162, 220
Tentaculites, 130
T. ornatus, 122, 123
T. schlotheimi, 131
Tentaculitida, 116
Terataspis, 134
Terebellum, 204
T. obtusum, 207
Terebratella, 193
Terebratellidae, 193
Terebratula, 144, 162, 177, 193
T. (Dielasma) elongata, 154
T. phillipsi, 178
T. gregaria, 168
T. (Dielasma) hastata, 144
Terebratulida, 135, 144, 177
Terebratulidae, 155, 162, 177, 193, 204
Terebratulina, 193
T. gracilis, 194
Terrestrisuchus, 168
Tetonius, 211
Tetracidaris, 194
Tetractinella, 163
T. trigonella, 165
Tetragraptus, 119
T. serra, 117
Tetrahynema thermophilla, 285
Tetralophodon, 225
T. longirostris, 226
Teuthida, 176
Texanites, 187
T. texanus, 192
Textulariidae, 141
Textulariina, 186
Thalattosauria, 170
Thamnasteria, 187
T. rectilamellosa, 161, 166
Thamnasteriidae, 173, 187
Thaumatosaurus, 180
Thecidae, 177
Thecidea, 193
Thecideidae, 193, 204
Thecodontia, 167
Thecosmilia, 173, 187
T. trichotoma, 179
Thelodus, 126
Thelodonti, 126
Theodosia, 134
Theodoxus, 225
T. (=Neritina) pilidei, 234
T. (Calvertia) quadrifasciatus, 222
T. (=Neritina) slavonicus, 234
T. stefanescui, 222
Therapsida, 147
Theropoda, 182
Thinnfeldia, 160
T. rhomboidalis, 165
Thrinaxodon, 160, 167
Thuja, 238
Thylacinus, 356
T. cynocephalus, 377
Thylacoleo, 238
Thylacosmilus, 225
Tiarechinus, 163
Ticinella, 186
T. roberti, 188
Ticinosuchus, 167
Tilia, 202
T. platyphyllos, 231
Timorocrinus, 156
T. spaeracantha, 154
Tintinnina, 173, 186
Tintinnopsella, 186
T. carpathica, 188
Tirolites, 162, 167
T. cassianus, 160
Tissa, 202
Tissotia, 187
T. tissoti, 192
Titanichthys, 135
Titanophoneus, 154, 157
Titanosaurus, 195
Toatherium, 228, 358
Tommotia, 110, 111
Torreya, 238
Tortonella, 217
Tortunema, 96
Torynocrinus, 195
Toucasia, 191
T. carinata, 188
Toxaster, 194
T. retusus, 189

BOSTON CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Toxodon, 228, 238
Trachyceras, 162, 167
T. aon, 164
Trachyhystricosphaera, 96
Tragocerus, 228
Tragophylloceras, 174
Trajanella, 191
Trajanellidae, 191
Tremadictyon, 173
T. phylloideum, 179
Trematopora, 122
T. tuberculosa, 124
Trematosaurus, 163
T. brauni, 160
Trepostomata, 118
Triadobatrachus, 165
Triadocidaris, 163
Triassochelys, 167
Tribrachidium, 95, 96, 97
Triceratops, 195, 196, 197
Trichotropis borealis, 232, 233
Triconodon, 181, 182
Triconodonta, 170, 182
Trigoniidae, 142, 152, 161, 162, 177, 191
Trigonia, 161, 160, 177, 191
T. alaeformis, 188
T. (Lyriodon) costata, 175
T. (Clavitrigonia) navis, 175
Trigonodus, 161
T. sondbergeri, 163
Triloculina, 217
T. oblonga, 218
Trilophosauria, 169
Trilophosaurus, 169
Trimerus, 122
T. delphinocephalus, 124
Trinucleus, 118
T. goldfussi, 116
Trionyx, 205
Triticites, 142, 145
Triton, 204
T. (Charonia) flandrica, 208
Tritoniden viverrata, 232
Trochacea, 204
Trochidae, 221
Trochocyathus, 203, 218
Trochocystis, 108
T. bohemicus, 109
Trochus, 221
T. cingulatus, 219
Troostocrinus, 125
T. reinwardti, 125
Tropites, 162
T. subbullatus, 167
Tulerpeton, 136
Turbinidae, 162, 221
Turbinolia, 218
Turbo, 204
T. rectecostatus, 160, 162
Turrilitacea, 187
Turrilites, 187, 193, 354
T. catenatus, 189
Turris, 204, 208
Turritella, 191, 204, 220
T. turris, 220
Turritellidae, 191, 220
Tylosaurus, 195, 196
Tympanotonos, 204, 222
T. margaritaceum, 219
Typotherium, 238
Tyrannosauridae, 345, 347
Tyrannosaurus, 195, 196, 197

U

Uintacrinus, 195
U. socialis, 194
Uintatherium, 209, 210, 211
Ullmania bronni, 151
Ulmus, 185, 202, 216, 231
U. brauni, 216
Uncinulus henrici, 131, 134
Uncites gryphus, 132, 134
Undularia, 162
U. scalata, 165
Unio, 205, 220, 225
U. lenticularis, 223
U. atavus, 223
U. pristinus, 234
U. (=Rumanunio) rumanus, 223
Unionidae, 220, 225, 234
Unitrypa, 134
U. lata, 129
Urocordylus, 147, 148
U. scalaris, 145
Urodela, 181, 205
Ursavus, 225

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Ursus, 225
U. spelaeus, 235, 237
Utaetus, 213
Uvigerinidae, 217
Uvigerina, 217
U. venusta liesingensis, 218

V

Vaccinites, 190
Valenciennius, 225
V. annulatus, 222
Valvata, 225
V. sulekiana, 222
Valvatidae, 225
Valenciennidae, 225
Velates, 204
V. schmiedeli, 207
Velociraptor, 195, 346
Venericardia, 191, 203
V. planicosta, 203, 207
Venericardita, 190
Veneridae, 203, 220
Veneroida, 203
Ventriculites, 187
V. striatus, 190
Venus, 220
V. multilamella, 219
Verbeekina, 152
V. heimi, 153
Vermetidae, 220
Vermetus, 220
Verneuilionides, 186
V. subfiliformis, 188
Vertebrata, 163
Verruculina, 173, 187
Vipera, 225
Virgatites, 176
V. virgatus, 179
Virgula, 152, 153
Vitis, 202
V. sezannensis, 201
V. vinifera, 231
Viviparidae, 225, 234
Viviparus, 147, 195, 205,
V. bifarcinatus, 222, 234
V. desmanianus, 222
V. diluvianus, 234
V. fluviorum, 195
V. hoernesi, 234
V. moldavicus, 222
V. rumanus, 222
V. stricturatus, 222
V. transitorius, 222
V. turgidus, 234
V. zelebori, 234
Voltzia, 151, 161
V. heterophylla, 160
Voluta, 204
Volutacea, 204

W

Waagenoceras, 152
W. stachei, 153
Walchia, 141, 151
Waptia, 112
Waribole, 133
Wetzeliella, 214
Wielandia, 172
Williamsonia, 172
W. gigas, 172
W. sewardiana, 172
Wilsonia, 123
W. wilsoni, 124
Williamsoniella, 172
Windwardia, 185
Wiwaxia, 112, 113
Worthenia, 162
W. solitaria, 168

X

Xenacanthodii, 147
Xenacanthus, 147, 156
Xiphodon, 213
X. gracilis, 210
Xiphoteuthis, 176

Y

Yochelcionella, 110, 111
Yoldia (Portlandia) arctica, 232, 233
Youngina, 169

BCU LAUSANNE CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Z

Zalambdalestes, 197
Z. lechei, 196
Zamioidea, 161
Zaphrentidae, 142
Zaphrentis, 142, 152
Z. delanouei, 143
Zeilleria, 177
Z. diagona, 178
Zeilleridae, 177
Zigzagiceras, 176
Z. zigzag, 175
Zosterophyllum, 137
Zygolophodon, 225
Z. borsoni, 226
Zygopleura, 142
Z. rugifera, 143
Zyphraea, 232

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

TIPARUL EXECUTAT LA
IMPRIMERIA EDITURII UNIVERSITĂȚII
„ALEXANDRU IOAN CUZA" DIN IAȘI
700511 Iași, Păcurari 9, tel./fax 0232 314947
Format: 70×100/16
Coli tipo: 26,50
Apărut: 2005
Comanda: 447

Informații și comenzi la: editura@uaic.ro

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

B.C.U. "M. EMINESCU" IAȘI

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Paleogeografia Carboniferului superior & *Eolaphosaurus*, reptila din acea perioadă

ISBN (general): 973-8243-56-4

ISBN 973-703-117-2

9 789737 031174

EDITURA UNIVERSITĂȚII „ALEXANDRU IOAN CUZA" IAȘI